





Die Kerntheilung

bei

Actinosphaerium Eichhorni.

Von

Dr. Richard Hertwig,
o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Bonn.

Mit 2 lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig,
o. Professor der Anatomie an der Universität
Jena.

und

Dr. Richard Hertwig,
o. Professor der Zoologie an der Universität
Bonn.

Heft 1.

Die Kerntheilung

bei

Actinosphaerium Eichhorni.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Die Kerntheilung

bei

Actinosphaerium Eichhorni.

Von

Dr. Richard Hertwig,
o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Bonn.

Mit 2 lithographischen Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.



Als ich im November 1882 in den zoologischen Uebungen zu Königsberg den Bau von Actinosphaerium Eichhorni erläuterte, fiel mir an einem der zur Untersuchung verwandten Exemplare das eigenthümliche Aussehen einer Anzahl von Kernen auf. Bei näherer Prüfung zeigte es sich, dass die meisten Kerne des Thieres in Theilung begriffen waren, dass die Figuren, welche dabei entstehen, mehr als bei irgend einem anderen Protozoen an die Bilder erinnern, welche man bei der Theilung von Eizellen und Pflanzenzellen erhält, endlich dass Actinosphaerium Eichhorni vermöge seiner Durchsichtigkeit und seiner Lebenszähigkeit ein ganz aussergewöhnlich günstiges Object ist, um am lebenden Thier die Kerntheilung im Zusammenhang zu verfolgen. Durch diese Ergebnisse einer ersten und oberflächlichen Untersuchung wurde ich bestimmt, dem interessanten Object auch weiterhin meine Aufmerksamkeit zu widmen.

Die Beobachtung wurde mir durch den grossen Reichthum des mir zu Gebote stehenden Materials wesentlich erleichtert. In den Gräben, welche sich den Ufern des Pregels entlang durch die westlich von Königsberg gelegenen Wiesen ziehen, gehört das Actinosphaerium Eichhorni zu den häufigsten Vorkommnissen. In meinen Aquarien hatte ich Hunderte von Exemplaren, welche sich während des ganzen Winters lebend erhielten und sich in gleichem Maasse vermehrten, als ich sie zur Untersuchung aufbrauchte.

Die Kerntheilung ist ein Process, der im Allgemeinen selten bei unserem Rhizopoden einzutreten scheint und sich dann in

ziemlich rascher Aufeinanderfolge an den meisten Kernen des Thiers abspielt. Daraus erklärt es sich, dass er bisher nicht hat verfolgt werden können, trotzdem das Actinosphaerium wiederholt zum Gegenstand sehr eingehender Studien gemacht worden ist. Nur ganz neuerdings hat Gruber bei einem einzigen in Chromsäure abgetödteten Exemplar Kerntheilungsbilder gefunden und ist bei der Schilderung derselben und noch mehr bei ihrer Deutung zu Resultaten gekommen, welche wie ich weiter unten zeigen werde, in wichtigen Punkten von den meinigen sehr erheblich abweichen; aber auch seine Versuche, die mehr zufällig gemachten Beobachtungen durch Untersuchung weiteren Materials zu ergänzen, sind erfolglos geblieben, da es ihm nicht gelang, geeignete Stadien zu erhalten. Ich habe mich daher bemüht, ausfindig zu machen, ob nicht der Verlauf und das Eintreten der Theilung von äusseren Umständen beeinflusst würde, ob etwa die Vorgänge durch Belichtung oder auch umgekehrt durch Verdunkelung, durch Wärme oder Abkühlung ausgelöst oder durch gute Ernährung angeregt werden könnten. Ich bin dabei zu keinem Resultat gelangt mit Ausnahme des Einen, dass Kerntheilungen im Winter häufiger und leichter zu beobachten sind, als im Sommer. So blieb mir denn nichts Anderes übrig, als den mühsamen Weg wiederholter Beobachtung zahlreicher Exemplare einzuschlagen. Ich habe an manchen Tagen über 100 Thiere durchmustert, jedes einzelne zu wiederholten Malen in Zwischenräumen von 1—2 Stunden. Um diese Arbeit rasch durchführen zu können muss man die Thiere stark durch allmählige aber ausgiebige Compression abplatten und durchsichtig machen. Die Actinosphaerien vertragen diese Behandlung, wenn sie vorsichtig durchgeführt wird, ganz ausgezeichnet, man kann zu wiederholten Malen dasselbe Exemplar so sehr abplatten, dass seine Dicke nicht grösser ist als der Durchmesser eines Kernes, dass jeder Kern somit untersucht werden kann, ohne dass eine erheblichere über ihn gelegene Protoplasmalage das Bild trübt. Man erreicht das am leichtesten mittelst eines Verfahrens, welches sich überhaupt bei der Untersuchung kleiner und zarter Objecte sehr empfiehlt und ganz besonders auch zum Unterricht in den zoologischen Uebungen geeignet ist. Man bedeckt das Object mit einem Deckgläschen mit Wachsfüsschen, drückt dann mit einer heissen Nadel abwechselnd auf die einzelnen Füsschen, wodurch der schmelzende Wachstropfen abgeplattet wird, bis die nöthige Dünnheit der Wachsschicht er-

reicht ist. Wenn man sich einmal ein solches zu stärkster Compression geeignetes Deckgläschen zubereitet hat, kann man es auch direct gebrauchen, nur muss man es vorsichtig auflegen und einen grossen Wassertropfen anwenden, welcher das Deckgläschen balancirt. Der nöthige Grad der Compression wird dann dadurch, dass man einen Theil des Wassers durch Fliesspapier entfernt, herbeigeführt.

Durch Anwendung des geschilderten Verfahrens habe ich etwa 40 Actinosphaerien mit Kerntheilung in den Monaten November und December 1882 und Januar 1883 aufgefunden. Dieses relativ reiche Material hat es mir möglich gemacht, zu wiederholten Malen die Kerntheilung von Anfang bis zu Ende am lebenden Thiere zu verfolgen, sowie auch die verschiedensten Stadien mit Reagentien zu behandeln. Ich habe die Reagentienbehandlung sogar in der mannichfachsten Weise variiren und controliren können, welche Art der Behandlung die naturgetreusten Bilder liefert. Ich bin dabei zu dem Resultat gekommen, dass bei Actinosphaerium keine befriedigende Conservirung erzielt werden kann, wenn man dem Reagenz nicht so viel Osmiumsäure zusetzt, dass eine erhebliche Osmiumwirkung erzielt wird. Die besten Praeparate erhielt ich mittelst reiner Osmiumsäure (1—2 %), Osmium-Chromsäure (Gemisch von 1—2 % Osmiumsäure und 0.5 % Chromsäure), ganz besonders aber mittelst Osmium-Essigsäure (Gemisch von 1—2 % Osmiumsäure und 2 % Essigsäure). Um die Schwärzung zu verhüten habe ich entweder mit Picrocarmin oder Beale'schem Carmin gefärbt oder mit 2 % Kali bichromicum-Lösung ausgewaschen und dieses wieder durch häufiges Ausspülen mit destillirtem Wasser entfernt. Praeparate, welche mit Osmium-Essigsäure und später mit Kali bichromicum behandelt waren, ergeben namentlich bei Aufhellung in verdünntem Glycerin Bilder, welche dem Leben am meisten ähneln. Neben ihnen verdient die Behandlung mit Osmium-Essigsäure-Picrocarmin empfohlen zu werden, während das Beale'sche Carmin schadet, weil es Quellung veranlasst.

Ausserdem habe ich 1—2 % Essigsäure, 0,1—0,5 % Chromsäure und Kleinenberg's Picrin-Schwefelsäure wiederholt angewandt, ohne sonderlich mit ihnen zufrieden zu sein. Namentlich kann ich nicht in das Lob einstimmen, welches in der Neuzeit von Flemming der Wirkungsweise der Chromsäure gespendet worden ist, da sie bei Actinosphaerium wenigstens die Gestalt des

Kerns zur Zeit der Theilung verändert und unregelmässige Gerinnungen veranlasst. Nachträgliche Färbung mit Safranin hat mir ebenfalls keine guten Praeparate geliefert. Zum Theil war dieser Misserfolg vielleicht durch die Beschaffenheit des angewandten Safranins bedingt, zum Theil aber jedenfalls auch durch die Ungunst des Objects. Das Ungünstige bei dem Actinosphaerium liegt besonders darin, dass das Protoplasma sich mit Anilin intensiv färbt, was zur Folge hat, dass das ganze Thier sehr undurchsichtig wird. Wäscht man dagegen lange mit Alkohol aus, so leidet die Kernfärbung. Wer trotzdem sich der Anilinmethode bedienen will, muss das Thier zerzupfen oder noch besser durch Druck auf das Deckgläschen zerquetschen, nachdem das Thier in Canadabalsam eingebettet worden ist. Nicht selten gelingt es, auf diese Weise einzelne Kerne und Kernspindeln zu isoliren, welche viel leichter zu untersuchen sind. Isolation durch Druck und Zerzupfen habe ich übrigens auch in dem Falle vorgenommen, wo das Präparat wie z. B. bei Osmiumsäure-Behandlung genügend durchsichtig bleibt, da das Bild an Schärfe und Klarheit ausserordentlich gewinnt, wenn es nicht theilweise durch das protoplasmatische Vacuolengerüst verdeckt wird.

Nachdem ich mit meinen Untersuchungen über die Kerntheilung zur Klarheit gekommen war, zum Theil auch schon vorher, habe ich die Structur des ruhenden Kernes zu erforschen gesucht. Von einem ruhenden Kern kann man streng genommen nicht reden, weil auch in den Zwischenräumen zwischen zwei Theilungen die Kerne beständigen Veränderungen unterliegen, nur dass dieselben sich äusserst langsam vollziehen. Man kann ihren Zusammenhang daher nicht durch directe Beobachtung feststellen, sondern muss die neben einander auftretenden Zustände combiniren und daraus sich von der Umwandlung der Kernformen ein Bild entwerfen.

---

1. Der Bau des ruhenden Kerns.

Während man in früheren Zeiten für die verbreitetste Form des Kerns ein Bläschen hielt, von welchem ein kleineres Körperchen, der Nucleolus, umschlossen wird, ist man in der Neuzeit im Gegentheil bemüht, die Existenz einer solchen Kernform in Abrede zu stellen oder ihr Auftreten als etwas Aussergewöhnliches hinzustellen. Mehr und mehr macht sich die Ansicht geltend, dass der Kern ein Bläschen sei, welches von einem Gerüst oder auch einem vielfach verschlungenen Faden von Kernsubstanz durchsetzt wird. Bei den Rhizopoden fällt es nun leicht, die viel umstrittene uninucleoläre Kernform als etwas sehr häufiges bei vielen Heliozoen und den meisten Monothalamien (z. B. Arcella vulgaris) nachzuweisen. Auch bei Actinosphaerium habe ich mich von ihrer Existenz überzeugt, obwohl sie hier dem Beobachter nur selten entgegentritt, offenbar, weil sie einen rasch vorübergehenden Zustand darstellt.

Die Kerne des Actinosphaerium findet man, wie schon frühere Beobachter angeben, leicht auf, wenn man den Tubus des Microscops vorsichtig und allmählich senkt. Kurz bevor man den Punkt der schärfsten Einstellung erreicht hat, leuchten sie dem Beobachter als matt glänzende weissliche Stellen entgegen. Weniger auffällig sind sie, wenn man genau auf ihre optischen Durchschnitte einstellt; dann machen sie mehr den Eindruck von Vacuolen, welche in einem dichteren Protoplasma eingeschlossen sind. Ihre Umgrenzung ist scharf gezogen, was von der Anwesenheit einer Kernmembran herrührt. Letztere wird namentlich bei Behandlung mit Reagentien sehr deutlich, sie erscheint zwar auch dann nicht derb, aber doch dick genug, um die Bezeichnung doppeltcontourirt zu verdienen. Ihre Anwesenheit erleichtert es wesentlich, die Kerne beim Zerzupfen zu isoliren.

Wenn wir von den Kernkörperchen einstweilen absehen, so erscheint der Inhalt der Kernvacuolen im frischen Zustand vollkommen durchsichtig und homogen, als würde er von einer wasserklaren Flüssigkeit gebildet. Erst nach der Behandlung mit Reagentien wird eine Structur erkennbar, indem man nun in dem Zwischenraum zwischen dem Nucleolus und der Kernmembran sehr kleine Körnchen erblickt, welche untereinander gleich, dicht gedrängt und in gleichen Abständen vertheilt sind. In Carmin färbt

sich die betreffende Partie des Kerns matt rosa, auf Safraninpräparaten bleibt sie vollkommen farblos.

Man kann zweifelhaft sein, ob man hier eine normale Structur vor sich hat, welche im frischen Zustand nicht sichtbar ist und nur durch Reagentien deutlich gemacht wird, oder ob es sich um Kunstproducte handelt. Lange Zeit über habe ich selbst letzteres angenommen und die Ansicht gehabt, dass die Kernvacuole von Kernsaft erfüllt sei, welcher Eiweisssubstanzen in sich gelöst enthält, dass diese Eiweisssubstanzen durch die angewandten Reagentien zur Gerinnung gebracht und ausgefällt werden und die gleichmässige Körnelung hervorrufen. Aus später zu erörternden Gründen bin ich jetzt viel mehr geneigt, die Körnelung auf eine normale Structur des Kerns zu beziehen und als den optischen Ausdruck eines Gerüstes von achromatischer Kernsubstanz aufzufassen. In den Maschen des Kerngerüsts würde dann noch eine klare Füllmasse, wohl am besten Kernsaft, anzunehmen sein.

Im Centrum des Kerns liegt der Nucleolus; seine Contour ist scharf gezeichnet und fast stets durch einen Zwischenraum von der Wandung der Kernvacuole getrennt. Kann man schon aus letzterer Erscheinung mit einiger Sicherheit den Schluss ziehen, dass er für gewöhnlich nicht etwa einseitig der Kernwand angeschmiegt ist, so wird diese Deutung zur Gewissheit erhoben, wenn man isolirte Kerne durch Verschieben des Deckgläschens rotiren lässt. Denn auch dann kann man eine trennende Zone allseitig erkennen und nur ausnahmsweise eine Berührung des Nucleolus mit der Kernmembran constatiren.

Bei der Untersuchung des Nucleolus habe ich wiederholt gesehen, dass er aus zwei verschiedenen und scharf von einander getrennten Substanzen besteht, welche man am leichtesten im frischen Zustand, schwieriger bei Anwendung von Reagentien unterscheidet und die ich im Folgenden als Nuclein und Paranuclein bezeichnen werde. Die eine Substanz, das Nuclein, ist stark lichtbrechend, gerinnt in Chrom- und Essigsäure, dunkelt bei Osmiumsäurebehandlung und färbt sich intensiv in Carmin; man kann sie daher auch in Uebereinstimmung mit Flemming Chromatin nennen. Die andere Substanz, das Paranuclein, welche an Masse ausserordentlich viel geringer ist als jene, ist beim lebenden Thier sehr durchsichtig und zart contourirt und kann daher leicht übersehen werden; sie bleibt in Carmin farblos und wird auch bei der Anwendung von Osmiumsäure, Chromsäure und Essigsäure nicht schärfer contourirt. Die Behandlung mit Reagentien trägt daher

eher dazu bei, den zweiten geformten Bestandtheil undeutlicher zu machen, da dann die oben beschriebene Körnelung des Kerns auftritt und ihn verdeckt. Am besten konnte ich die Substanz zur Anschauung bringen, wenn ich verdünntes Beale'sches Carmin sehr kurze Zeit auf Osmiumsäure-Präparate einwirken liess, gerade nur so lang, als nöthig war, um eine matte rosa Färbung des Nucleolus zu bewirken und die Osmiumschwärzung zu verhindern. Aber auch dann war es immer nur ein Theil der Kerne, welcher die Structur zeigte.

Die Gestalt des Nucleolus ist sehr erheblichen Schwankungen unterworfen. Selten ist er kugelrund (Taf. I, Fig. 1). Dann besteht die Hauptmasse aus Nuclein und nur an einem Ende der Kugel fehlt ein Stück, als ob ein Theil durch einen Querschnitt entfernt worden wäre. Hier sitzt nun, die Kugel ergänzend, ein calottenförmiges Stück von Paranuclein auf und ist nicht selten mit einem kleinen Spitzchen in eine Einkerbung der Nucleinkugel eingelassen (Fig. 2). Wenn die Einkerbung tiefer und ansehnlicher ist, so nimmt die Nucleinmasse eine bisquit- oder hantelförmige Gestalt an, indem zwei Endanschwellungen entstehen, welche durch ein gekrümmtes Verbindungsstück zusammenhängen (Fig. 3); gleichzeitig bildet das Paranuclein ein schwach gekrümmtes Stäbchen, dessen Krümmung zur Krümmung der Nucleinmasse senkrecht gestellt ist und in sie eingreift wie zwei Kettenglieder mit ihren Enden in einander eingreifen (Fig. 4). Aus diesem Bild lassen sich zwei andere Bilder mit Leichtigkeit ableiten. Wenn man sich die Anschwellungen der Hantelköpfe verschmolzen denkt, so entsteht eine Nucleinscheibe mit einer excentrischen Oeffnung, einer Art Vacuole, in welche das Paranucleinstäbchen hineinragt (Fig. 5). Der Kernkörper gewinnt dann das Aussehen, welches mein Bruder vom Nucleolus des Seesterneies abgebildet hat, zur Zeit, wo das Keimbläschen anfängt sich aufzulösen und die Umgestaltungen beginnen, welche der Bildung der Richtungsspindel vorangehen.

Auf der anderen Seite kann das verbindende Stück der Hantel feiner werden und schliesslich ganz schwinden, so dass sich zwei Nucleoli bilden, welche von einander durch ein queres Stäbchen von Paranuclein getrennt werden. Die beiden Stücke besitzen in allen meinen Präparaten verschiedene Grösse; gewöhnlich ist das eine sogar ganz erheblich kleiner als das andere. Hiermit beginnen die plurinucleolären Kerne (Fig. 6—8), wie sie für gewöhnlich beim Actinosphaerium beobachtet werden.

Die Zahl der Nucleoli bei den plurinucleolären Kernen unterliegt vielfachen Schwankungen. Verhältnissmässig selten beträgt sie 3, häufiger dagegen 4, welche sich um das Körperchen von Paranuclein herum gruppiren. Letzteres besitzt dann häufig nicht mehr die Form eines Stäbchens, sondern ist rundlich und zeigt Spitzen, welche zwischen die Nucleoli vorragen. Gar nicht selten begegnet man dem in Figur 11 dargestellten Bild. Das Paranucleinkörperchen sieht aus, als bestände es aus 2 sehr kleinen Stäbchen, welche wie 2 Schenkel gekreuzt sind; die Nucleoli liegen an den Spitzen der Schenkel und etwas seitlich von ihnen.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der Kernformen, welche man den grössten Theil des Jahres über und am häufigsten beobachtet und welche daher von früheren Forschern am meisten beschrieben worden sind. Im Innern des Kerns liegt ein Haufe von 6—20 Nucleoli, welche um so kleiner sind, je grösser ihre Zahl. Man möchte oft sagen, dass der Nucleolus in kleine Körnchen zerstäubt sei. Hier ist es sehr schwer festzustellen, was aus dem Paranuclein geworden ist, und nur durch viele und genaue Untersuchungen bin ich zu dem Resultat gekommen, dass es als ein Korn im Centrum des Haufens von Kernkörperchen enthalten ist, dass es mit einem feinen Fortsatz an jedes derselben herantritt und alle somit unter einander zu einer Rosette vereinigt (Fig. 12—15). Für diese Ansicht spricht unter Anderem auch die Gestalt der Nucleoli, welche keulenförmig sind, das dicke Ende nach aussen und das feinere centralwärts gewandt. Das centrale Ende zieht sich zu einem immer undeutlicher werdenden Faden aus. Ausserdem erklärt sich auch die Anordnung der Nucleoli, welche sich meistens in einem Kranz um das Kerncentrum gruppiren, während dieses selbst von ihnen frei ist (Fig. 16, 17). Wenn der Kranz nach einer Seite offen bleibt, so resultirt eine fächerförmige Anordnung wie in Figur 13 oder die Nucleoli liegen links und rechts vom Centrum in zwei Reihen vertheilt.

Dass die bisher geschilderten Zustände des Kerns aus einander hervorgehen und dass sie dabei im Allgemeinen sich an einander reihen, wie ich es angenommen habe, kann wohl kaum bezweifelt werden. Schwieriger ist es zu entscheiden, in welcher Richtung der Umbildungsprocess vor sich geht. Ich bin zur Ansicht gekommen, dass die Richtung genau derjenigen entgegengesetzt ist, welche ich bei der Schilderung aus Zweckmässigkeitsgründen gewählt habe. Die staubförmigen Nucleoli sind ursprünglich vor-

handen, erst allmählich vereinigen sie sich zu grösseren Stücken, bis endlich nur ein einziger Nucleolus und Paranucleolus gegeben ist; dann tritt die Theilung ein, über welche ich im nächsten Abschnitt sprechen werde.

Die Beschreibung des ruhenden Kerns kann ich nicht beschliessen, ohne Beobachtungen zu erwähnen, welche ich an sehr verschiedenen Kernen, aber stets nur nach Behandlung mit Reagentien gemacht habe. Ich fand im geronnenen Kernsaft farblose, kleinste, stark lichtbrechende Körnchen in geringer Zahl. Sie schienen untereinander und mit dem Nucleolus durch zarte Fäden zusammenzuhängen; sie erinnerten mich an eine Structur, welche ich auch im Keimbläschen junger Froscheier einmal gelegentlich gesehen habe. Wahrscheinlich gehören die Körnchen und Fäden ebenfalls dem Paranuclein zu (Fig. 18). Auf ihre Deutung komme ich später noch einmal zurück, wenn ich die Frage erörtere, wie sich die als Paranuclein beschriebenen Kerntheile zu der gleich anfänglich besprochenen Körnelung verhalten.

Literatur. Eine genaue und erschöpfende Darstellung der verschiedenen Kernformen des Actinosphaerium ist bisher noch nicht gegeben worden; in der Literatur liegen daher zur Zeit nur Angaben vor, welche einander zu widersprechen scheinen, da der eine Forscher vorwiegend diese, der andere jene Kernform zu Gesicht bekommen hat. M. Schultze[1]) hat nur Kerne oder, wie er selbst sich ausdrückt, Zellen, mit 2—8 Nucleoli, welche letztere er für die Kerne hielt, gesehen. Kölliker[2]) und später F. E. Schulze[3]) sprechen dagegen nur von uninucleolären Kernen. Letzterer kam zu dem Resultat, dass bei Behandlung mit destillirtem Wasser oder sehr verdünnter Essigsäure ein „im lebenden Thiere stets nur als eine zusammenhängende Masse erscheinender Körper oft in zwei oder mehr einzelne Klumpen zerfällt" und neigt zur Annahme, dass sich so die Angaben über das Auftreten von vielen Nucleoli im Kern erklären. Bei einer mit E. Lesser[4])

---

[1]) M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig 1863. p. 36.

[2]) Kölliker, Ueber Actinophrys sol. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. I p. 200.

[3]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. X.

[4]) R. Hertwig und E. Lesser, Ueber Rhizopoden und denselben nahe stehende Organismen. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. X Suppl.

gemeinsam ausgeführten Untersuchung der Actinosphaerium-Kerne hatten wir am lebenden Thier auch nur uninucleoläre Kerne aufgefunden; dagegen bezogen sich unsere Angaben über eine grössere Zahl von Nucleoli auf Thiere, welche mit Essigsäure behandelt waren, so dass der Einwand, es handele sich um einen künstlich durch Reagentien herbeigeführten Zerfall des einfachen Nucleolus nicht ausgeschlossen war. In der Neuzeit endlich hat Gruber[1]) die ruhenden Kerne, von Actinosphaerium beschrieben und abgebildet, aber in einer Weise, die ich schwer mit den Resultaten meiner Untersuchung vereinbaren kann. Ich glaube nicht, dass die uninucleolären Kerne Gruber's dasselbe sind, wie die von mir unter diesem Namen beschriebenen. Letztere sind grosse Kerne, von denselben Durchmessern wie die übrigen Kerne; erstere sollen wesentlich kleiner sein. Ich kann mir nur denken, dass Gruber die feingranulirten kleinen Kerne, welche aus der Theilung hervorgehen und später von mir besprochen werden sollen — dieselben zeigen ungefähr die Grössenverhältnisse und die Vertheilung wie in Gruber's Figur 2 — vor sich gehabt und den ganzen Kern für den Nucleolus gehalten hat. Unter dieser Vorraussetzung ist der helle Hof, welchen Gruber zeichnet, ein Kunstproduct, wie das sicher bei den Kerntheilungsfiguren der Fall ist, um welche Gruber ebenfalls einen thatsächlich nicht existirenden Hof angiebt. Ist diese Annahme richtig, dann hat Gruber uninucleoläre Kerne überhaupt nicht gesehen, ebensowenig wie die Kerne mit 2—4 Nucleoli.

2. Die Theilung der Kerne.

Die ersten Stadien der Kerntheilung von Actinosphaerium sind schwer aufzufinden, weil die Umlagerungen der Kernsubstanz, welche die Theilung vorbereiten, wenig in die Augen fallen und in Folge dessen leicht übersehen werden. Dieser Umstand kommt um so mehr in Betracht, als es ohnehin nur selten gelingt, Theilungsstadien zu beobachten. Sehr frühe Stadien der Kerntheilung habe ich überhaupt nur zweimal angetroffen, das eine Mal bei einem schon abgetödteten Exemplar, das andere Mal bei einem

[1]) Gruber, Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVIII p. 375.

lebenden Actinosphaerium, welches ich auch frühzeitig abtödtete, um die wichtigen Kernformen in Musse untersuchen zu können.

Das an zweiter Stelle genannte Actinosphaerium besass zahlreiche uninucleoläre Kerne. Was mich sofort erkennen liess, dass die Kerntheilung sich vorbereite, war das Verhalten des Protoplasma, welches anfing sich im Umkreis des Kernes als eine homogene Masse anzusammeln. Bei vielen Kernen zeigte das homogene Protoplasma eine deutlich polare Anordnung, indem es sich an 2 entgegengesetzten Enden der Kernvacuole besonders reichlich angehäuft hatte und sich hier zu zwei kegelförmigen Aufsätzen erhob. Kern und Protoplasma erzeugten gemeinsam einen spindelförmigen Körper mit abgerundeten Enden, dessen Länge etwa doppelt so gross war wie die Breite. Die Kernvacuole lag genau in der Mitte der Spindel und füllte dieselbe aus, da ihr Durchmesser nahezu gleich gross war wie die Breite der Spindel. Bei den Kernen des anderen Actinosphaerium war die polare Anordnung des Protoplasma erst in der Entwicklung begriffen. Die Menge des um den Kern sich anhäufenden Protoplasma war zwar schon bedeutend, der dadurch veranlasste Hof hatte aber noch eine unregelmässige und bei den einzelnen Kernen verschiedene Gestalt, indem er bald hier, bald dort Verdickungen bildete.

Zum Theil war im Inneren des Kerns der einfache Nucleolus noch fast ganz unverändert, wenn wir davon absehen, dass seine Umrisse anfingen, unregelmässig höckerig zu werden. Meist aber waren erheblichere Veränderungen eingetreten. Das Kernkörperchen war tief eingeschnürt und in Lappen zerfallen und mit abgelösten Körnchen umgeben, seine Contouren nicht mehr so deutlich wie früher; oder es war mehr oder minder vollständig in einen Körnchenhaufen aufgelöst, in dem zuweilen noch ein grösseres, noch nicht in Körnchen umgewandeltes Stück des Nucleolus zu sehen war.

Die Beobachtung der soeben beschriebenen Bilder ist für mich Veranlassung zu der schon geäusserten Ansicht, dass der uninucleoläre Zustand aus dem multinucleolären durch Verschmelzung der Nucleoli hervorgeht und dass er Ausgangspunkt für die Kerntheilung wird. Ueberraschend sind hierbei die frühzeitigen Veränderungen des Protoplasma, um so überraschender als die Kerntheilung bei Actinosphaerium nicht zur Zelltheilung führt. Man könnte hieraus folgern, dass der Anstoss zur Kerntheilung vom Protoplasma ausgehe, dass erst durch die polare Anordnung des

letzteren die polare Differenzirung der Kernsubstanz hervorgerufen werde. Indessen kann man auch die Beobachtungen in einem ganz anderen Sinne verwerthen und zur Ansicht gelangen, dass im Kern frühzeitig eine Polarität vorhanden ist, bevor sie noch in seiner Structur zum Ausdruck gelangt, dass dieselbe sogar schon auf diesem Stadium Einfluss auf die Gruppirung des Protoplasma gewinnt. Welche von beiden Auffassungen die richtige ist, lässt sich durch Erörterung des einzelnen Falles nicht entscheiden; man muss da die Gesammtheit der bei den Kerntheilungen beobachteten Erscheinungen in's Auge fassen. Diese scheinen mir dem Kern die leitende Stellung anzuweisen und somit für die zu zweit genannte Auffassung zu sprechen.

Die Protoplasmakegel — so werde ich im Folgenden die polaren Ansammlungen homogenen Protoplasmas nennen — bleiben unverändert während fast der gesammten Kerntheilung bestehen und bilden sich erst spät zurück; ich kann sie daher bei der Beschreibung der nächsten Stadien mit Stillschweigen übergehen und mache hier nur darauf aufmerksam, dass sie leicht zu irrthümlichen Deutungen Veranlassung geben können. Da der Kern thierischer und pflanzlicher Zellen bei der Theilung in den meisten Fällen eine Spindelgestalt annimmt, so könnte man geneigt sein, auch beim Actinosphaerium auf späteren Stadien die Protoplasmaspindel zum Kern zu rechnen, um so mehr, als sie sich in Carmin ziemlich intensiv färbt. Das Irrthümliche dieser Anschauung ist nun nicht allein durch die Beobachtung der geschilderten frühen Stadien dargethan, sondern auch durch die Thatsache, dass das Protoplasma continuirlich in die umgebenden Trabekeln des schaumigen Körpers der Actinosphaerien übergeht. Um das zu beweisen, braucht man nur die Protoplasmaspindel nach der Erhärtung in Osmiumsäure durch Zerzupfen zu isoliren, wie das bei dem in den Figuren 35 und 36 auf Tafel I abgebildeten Exemplar auf einem vorgeschrittenen Stadium der Kerntheilung geschehen ist. Auch ist der Contour des Kerns gegen die Protoplasmaaufsätze allzeit deutlich erkennbar.

Alle von jetzt ab folgenden Stadien der Kerntheilung habe ich an relativ zahlreichen Exemplaren beobachten und einer genaueren Untersuchung unterwerfen können. Denn wenn auch während der unmittelbar sich anschliessenden Veränderungen die Kerne nichts besonders Auffälliges zeigen, so findet sich doch zwischen ihnen immer eine Anzahl anderer Kerne, welche in der Theilung schon weiter vorgeschritten sind und dabei charakteri-

stische Gestalten angenommen haben, die auch bei oberflächlicher Beobachtung sofort die Anwesenheit von Theilungsprozessen erkennen lassen.

Ich habe daher wiederholt von jetzt ab die Kerntheilung am lebenden Thier und im Zusammenhang bis zu Ende verfolgen können; leider habe ich verabsäumt, die Zeit zu bestimmen, welche der ganze Process für sich in Anspruch nimmt; aus der Erinnerung schätze ich sie etwa auf 1½ Stunden.

Nachdem der Nucleolus zerfallen ist, macht der Kern, im frischen Zustand untersucht, den Eindruck eines soliden Körpers, einer Kugel, welche aus feinen, dicht aneinander gestellten und durch das ganze Innere gleichmässig vertheilten Körnchen besteht (Taf. I Fig. 19). Die Körnchen werden immer feiner, so dass man nichts als eine ausserordentlich zarte Punktirung wahrnimmt (Fig. 20). Nun fangen die oberflächlichen Partieen an, sich allmählich aufzuklären und homogen zu werden; die sich bildende helle Schicht ist anfänglich ringsum gleich breit (Fig. 21), sie wird aber schon frühzeitig breiter an den Polen, welche durch die Protoplasmakegel von Anfang an kenntlich gemacht sind (Fig. 22); hier bleibt sie allein bestehen, während in der Gegend des Aequators die homogene Masse wieder verschwindet. Der Kern setzt sich daher jetzt zusammen aus einem feinkörnigen Mittelstück und zwei homogenen Endstücken von der Gestalt von Kugelmützen, welche gegen das Mittelstück nur undeutlich abgegrenzt sind. Eine scharfe Grenze tritt erst später auf, wenn das Mittelstück sich weiterhin differenzirt hat. In ihm entwickelt sich nämlich ein dunkles, anfänglich nach beiden Kernenden hin verwaschenes (Fig. 23), später scharf gezogenes queres Band (Fig. 24), als der Ausdruck einer äquatorialen Lage, der Kernplatte; der übrige Theil der feinkörnigen Masse nimmt in der Nachbarschaft der Pole eine streifige Beschaffenheit an und setzt sich von den homogenen Enden um so schärfer ab, je deutlicher die einzelnen Streifen werden. Die homogenen Enden, welche mit den Protoplasmaaufsätzen nicht verwechselt werden dürfen, da sie Theile des Kerns selbst sind, nenne ich Polplatten. Sie sind zwar wesentlich schmäler als früher geworden, aber sowohl von dem Protoplasma wie von den übrigen Theilen des Kerns durch äusserst scharfe Contouren getrennt. Dagegen ist es nicht möglich, sie von der Kernmembran zu unterscheiden, sie sehen wie verdickte Partieen derselben aus. Die besprochene Streifung dehnt sich allmählich nach den äquatorialen Partieen des Kerns aus, bis die

einzelnen Streifen durch die Kernplatte hindurch sich als feingekörnte parallele Linien von einer Polplatte bis zur entgegengesetzten erstrecken.

Inzwischen hat sich auch die Gestalt des Kerns verändert, seine Längsaxe hat sich verkürzt, seine Breite zugenommen; am breitesten wiederum ist er genau in der Gegend des Aequators, als ob er hier durch die in Bildung begriffene Kernplatte auseinandergedrängt würde. Die Polplatten haben dagegen die Gestalt äusserst niedriger breitbasiger Kegel.

Während der nächsten Stadien erhalten sich die beiden Polplatten nahezu unverändert, und nur an der Kernplatte spielen sich wichtige Umgestaltungen ab. Sie wird dunkler, schärfer contourirt nnd nimmt an Dicke zu, wobei ich als Dicke ihre Ausdehnung nach der Axe des Kerns verstehe (Fig. 25); zugleich wird auch eine feinere Structur an ihr immer deutlicher. Eine zarte, sehr regelmässige Streifung parallel der Längsaxe des Kerns weist darauf hin, dass die Platte aus lauter Stäbchen besteht, welche dicht neben einander gestellt sind, wie die Stiftchen eines Mosaiks, dann spaltet sich die Kernplatte der Quere nach in 2 Theile, die Seitenplatten (Fig. 26). Dieser wichtige, in der Neuzeit vielfach in Abrede gestellte Vorgang lässt sich beim Actinosphaerium durch directe Beobachtung feststellen. Inmitten der Kernplatte bildet sich eine helle Partie aus, welche sich rasch vergrössert und als querer äquatorialer Spalt den ganzen Kern durchsetzt. Die Spaltungsproducte der Kernplatte oder die Seitenplatten stimmen mit dieser, wie es nach ihrer Entwickelungsweise sich nicht anders erwarten lässt, vollkommen im feineren Bau überein und erwecken gleichfalls den Eindruck, als wären sie aus kleinen in querer Richtung zusammengefügten Stiftchen gebildet, nur mit dem Unterschiede, dass die Stiftchen wesentlich kürzer sind. Indem der äquatoriale Spalt sich erweitert, weichen die beiden Seitenplatten nach den Kernpolen zu auseinander. Dabei dehnt sich die Längsstreifung des Kerns in undeutlicher Weise auch auf die zwischen den Seitenplatten gelegene Partie aus.

Mit der Spaltung der Kernplatte beginnt von Neuem eine Veränderung der Kerngestalt, welche sich nun wieder in die Länge streckt unter entsprechender Abnahme der Breite. War früher der Kern im Aequator besonders hervorgetrieben, so kann er jetzt in derselben Gegend vorübergehend eine leichte Einschnürung erfahren. Die Längsstreckung des Kerns nimmt langsam zu bis zur Zeit der Theilung; mit ihr combinirt sich eine leichte band-

förmige Abplattung des Kerns und später auch eine schwache Krümmung über eine seiner Breitseiten.

Die beiden Seitenplatten sind kurz nach ihrer Entstehung von ebenen und parallelen Flächen begrenzte Scheiben. Je mehr sie aber auseinander weichen (Fig. 27), um so mehr krümmen sie sich schüsselförmig, weil sie sich in ihren mittleren Partieen rascher von einander entfernen als in der Peripherie; da sie ausserdem rascher auseinander weichen als sich der Kern streckt, gelangen sie bald an die Kernpole und verschmelzen hier so innig mit den Polplatten (Fig. 28), dass beiderlei Substanzen sich durchdringen und eine einzige Masse bilden. Um diese Zeit gewährt der Kern ein äusserst charakteristisches Bild: die beiden Enden (Fig. 29 bis 32) werden durch zwei hohle Halbkugeln bezeichnet, welche stark das Licht brechen und vollkommen homogen aussehen; sie kehren einander ihre Höhlungen zu und sind verbunden durch eine durchsichtige, kaum noch streifige Partie, welche dem Kerne ebenfalls angehört, da sie seitlich durch mehr oder minder deutliche Contouren vom Protoplasma gesondert ist. Die convexen Seiten der Halbkugeln tragen die kegelförmigen Protoplasmaaufsätze.

Bei der Schilderung der letzten Stadien der Kerntheilung bespreche ich die einzelnen Theile getrennt. Die terminalen hohlen Halbkugeln stellen offenbar die wichtigsten Partien dar; sie nähern sich mehr und mehr der Kugelgestalt und schrumpfen zu kleinen soliden Körpern zusammen, indem ihre Wandungen sich verdicken und das Lumen entsprechend bis zu völligem Schwund eingeengt wird. Eine Zeit lang findet sich noch eine Einkerbung an der Stelle, wo die Aushöhlung sass, dann verstreicht auch sie (Fig. 33 und 34).

Inzwischen hat sich das Verbindungsstück des Kerns gestreckt und eingeschnürt. Es ist im frischen Zustande kaum noch wahrzunehmen, da es inmitten von homogenem Protoplasma liegt, welches ursprünglich die conischen Aufsätze bildete, während der Theilung des Kerns aber allmählich mehr nach dem Aequator verlagert worden ist.

Wenn endlich der Verbindungsstrang ganz durchschnitten ist, und seine Hälften in die neu entstehenden Tochterkerne aufgesogen worden sind, hat die Theilung ihr Ende erreicht. Die Tochterkerne sind wesentlich kleiner als der Mutterkern; sie sind gleichmässig fein granulirte Körper, welche sehr lebhafte Wanderungen ausführen, auf einander zu rücken, um sich dann wieder zu ent-

fernen. Bei diesen Wanderungen fällt es sehr schwer, sie im Auge zu behalten, da sie im frischen Zustande sich wenig vom umgebenden Protoplasma absetzen. Die kleinen feinkörnigen, aus der Theilung hervorgegangenen Kerne hat meiner schon ausgesprochenen Vermuthung zu Folge Gruber für die Nucleoli uninucleolärer Kerne gehalten. Bei Behandlung mit Chromsäure können sie zu homogen erscheinenden kugeligen Körpern gerinnen, es kann ferner die Kernmembran abgehoben werden und so das von Gruber geschilderte und auch von mir wiederholt beobachtete Bild (Taf. II, Fig. 26) entstehen.

Wie es fast stets zu sein pflegt, sind auch bei der Kerntheilung von Actinosphaerium manche Verhältnisse beim lebenden Thiere nicht gut zu erkennen. Ich habe daher zahlreiche Exemplare auf sehr verschiedenen Stadien abgetödtet und eine Serie von Bildern erhalten, wie man sie sich vollständiger überhaupt nicht wünschen kann. Aus derselben werde ich die wichtigsten Theilungszustände herausgreifen und genauer besprechen. Um möglichst sicher zu gehen, dass mir keine wesentlichen, mit den jetzigen optischen Hilfsmitteln erkennbaren Structuren entgehen könnten, bediente ich mich zur Untersuchung einer ausgezeichneten Oelimmersion Zeifs $\frac{1}{18}$ und der Wasserimmersionen I, K und L.

Auf den ersten Stadien der Kerntheilung unterscheiden sich die mit Reagentien gewonnenen Präparate von den frischen nur durch die schärfere Zeichnung der Körnelung; dagegen war es nicht möglich, einen Schritt in der Untersuchung weiter zu kommen und die Frage zu entscheiden, ob wirklich einzelne Körnchen vorliegen oder ob das Bild nur der optische Ausdruck eines spongiösen Gerüsts von Kernsubstanz ist. Dazu sind die einzelnen Structurelemente zu zart und fein, selbst wenn man Oelimmersion und starke Oculare bei sehr gutem Lichte anwendet. Im Allgemeinen sprach der Eindruck mehr zu Gunsten der Annahme eines spongiösen Gerüsts.

Sehr empfindlich sind die Kerne gegen die Anwendung verdünnter Reagentien. Leicht treten Quellungen ein und heben die Kernmembran vom granulirten Inhalt ab. Dann zeigen alle Kerne eine homogene Zone, wie sie nur vorübergehend im Laufe der Entwicklung auftritt.

Für die weiteren Stadien haben die mit Reagentien (Osmium-Essigsäure) erzielten Präparate den Vorzug vor dem lebenden Objecte, dass die streifige Beschaffenheit des Kernes deutlicher ist und schon zu einer Zeit erkannt werden kann, wo die homogene

Polsubstanz sich soeben an den Kernenden anzuhäufen beginnt (Taf. II, Fig. 1 u. 2). Die äquatorialen Partieen des Kerns sind um diese Zeit unregelmässig feinkörnig und trübe, letzteres ganz besonders, wenn man die Präparate gefärbt hat; sie werden nach den Polen zu lichter, indem die Körnchen spärlicher werden und zugleich eine reihenförmige Anordnung gewinnen [1]). Die Körnchenreihen sind gegen die in Bildung begriffenen Polplatten noch nicht deutlich abgesetzt. Erst wenn letztere auf einen schmalen Streifen reducirt werden und sich gleichsam verdichten, tritt eine scharfe Grenze zwischen dem streifigen Theil des Kerns und den homogenen Polplatten auf (Taf. II, Fig. 3). Ich will hier gleich bemerken, dass die Polplatten in ihrer Reaktion an das Paranuclein erinnern. Am deutlichsten sind sie im frischen Zustande, bei Reagentienbehandlung, namentlich starker Färbung werden sie undeutlicher, am besten werden sie nachgewiesen, wenn man Osmium-Essigsäurepräparate mit doppelt chromsaurem Kali behandelt.

Eine auffallende Erscheinung ist es, dass von dem Moment ab, wo die periphere Aufhellung des feinkörnig gewordenen Kerns beginnt, eine Kernmembran durch Reagentienbehandlung nicht mehr deutlich gemacht werden kann, obwohl die scharfe Begrenzung des Kerns in keiner Weise alterirt wird. Das Gesagte gilt auch für sämmtliche weitere Stadien der Kerntheilung.

Nachdem die Polplatten sich abgegrenzt haben (Fig. 3), ist die Streifung durch den ganzen Kern hindurch von einem Pol zu dem anderen so deutlich zu verfolgen, dass man annähernd die Zahl der auf dem optischen Längsschnitt des Kerns neben einander liegenden Streifen bestimmen kann, eine Zahl, welche nicht immer die gleiche ist und von der Grösse des Kerns abhängt. Wie sehr dieselbe Schwankungen unterliegt, kann man daraus entnehmen, dass ich bei einem Actinosphaerium auf dem optischen

---

[1]) Aus dieser Zeit habe ich einmal eine pathologische Bildung beobachtet (Taf I, Fig. 37). Die Aufhellung des Kerns war nicht an den Polen vor sich gegangen, sondern in der einen Hälfte des Kerns, während auf der andern Seite sich die sonst im Aequator liegende Körnchenanhäufung befand. Von letzterer aus strahlten radienartig die Körnchenreihen allmählich undeutlicher werdend in die homogene Substanz aus. Die Protoplasmaanhäufung war auch auf die Seite des Kerns (selbstverständlich die aufgehellte) beschränkt. Man kann sich das Bild so entstanden denken, dass die beiden Kernpole anstatt einander gegenüber, sich neben einander auf derselben Seite entwickelt hatten und wegen ihrer benachbarten Lagerung zusammengeflossen waren.



Längsschnitt des Kerns neben einander 22 Streifen zählte, bei einem anderen Exemplar dagegen nur 12. Ferner ist es möglich, mit vollkommener Sicherheit zu ermitteln, dass die Streifung durch parallele Fäden bedingt ist, und dass diese Fäden noch eine feinere Structur besitzen. Bei sehr starken Vergrösserungen sieht jeder Faden aus, als bestände er, ähnlich einer Perlenkette, aus kleinen an einander gereihten Körnchen (Taf. II, Fig. 24).

Die Entwicklung der Kernplatte ist nun dadurch bedingt, dass sich die Körnchen in der Gegend des Aequators anhäufen. Ausserdem aber scheinen auch die einzelnen Körnchen unter einander zu verschmelzen, so dass aus Vereinigung mehrerer kleinerer ein grösseres Element entsteht. Denn so grosse Körner, wie wir später in der Kernplatte antreffen, sind anfänglich nicht vorhanden. So lange nur eine einzige Reihe, oder — richtiger gesagt — Lage von Körnchen vorhanden ist, ist die Kernplatte schmal (Fig. 5); sie wird breiter, wenn sich zu ihnen weitere Theilchen hinzugesellen. Je mehr dieser Anhäufungsprocess vorgeschritten ist, um so schärfer setzt sich die Kernplatte gegen die übrigen Theile des Kerns ab. Alles das tritt besonders gut an gefärbten Präparaten hervor. Ist die Kernplatte vollkommen gebildet, so färben sich die Kernfäden ausserhalb derselben sehr wenig oder gar nicht, auch sehen sie nur schwach granulirt aus, die Stäbchen der Kernplatte dagegen sind an guten Carminpräparaten rubinroth und bilden in ihrer Gesammtheit ein breites Querband, das an Canadabalsam-Präparaten scharf begrenzt dem Beobachter entgegenleuchtet. Jedes Stäbchen erscheint nur so lang als ein einheitliches Element, als man mässig starke Systeme anwendet, von der Oelimmersion $\frac{1}{18}$ oder auch Wasserimmersion K und L wird es in eine Reihe (etwa 6—7) nahezu gleich grosser Körner aufgelöst, welche dicht und gleichmässig an einander gefügt sind. Ganz anders fallen die Bilder aus, wenn man frühere Stadien wählt, wo die Kernstreifung sich entwickelt, eine Kernplatte entweder noch fehlt oder eben erst im Entstehen begriffen ist. Solche Kerne sind mit Ausnahme der farblosen Polplatten nahezu gleichmässig gefärbt oder doch nur wenig dunkler nach dem Aequator zu; die Körnchen sind klein und gleichmässig im Verlauf der Kernfäden vertheilt. Zwischen beiden Extremen kann man zahlreiche vermittelnde Bilder erhalten, Bilder, bei welchen eine verschwommene, dunkler gefärbte mittlere Schicht vorhanden ist, andere, bei welchen in derselben die erste Anlage der Kernplatte durch intensivere Färbung

bemerkbar wird, bis zu denen, wo die imbibitionsfähigen Substanzen fast allein in der Kernplatte enthalten sind.

Man kann aus diesen Ergebnissen zweierlei Schlüsse ziehen: erstens, dass vorübergehend eine innige Vermengung von chromatischen und achromatischen Kernbestandtheilen vorhanden ist, dass später aber eine locale Sonderung beider eintritt. Die Kernfäden enthalten zuerst beide Bestandtheile, sie sind feinste Stränge achromatischer Substanz mit eingestreuten Chromatinkörnchen, in Folge dessen färbt sich der Kern diffus. Wenn sich die Chromatinkörnchen in der Kernplatte vereinigt haben, bleiben die die Grundlage der Kernfäden bildenden Achromatinfäden zurück.

Zweitens kann man aus den mitgetheilten Beobachtungen entnehmen, dass die Kernplatte als ein einheitliches Element entsteht und nicht wie es nach Flemming und Strasburger in vielen andern Fällen zutrifft, von Anfang an schon in die Seitenplatten differenzirt ist. Ich habe auf diesen Punkt viel Aufmerksamkeit verwandt und die Kernplatte auf den verschiedensten Entwicklungsstadien untersucht. Zur Zeit wo sie noch schmal ist, habe ich stets nur die oben erwähnte einfache Reihe von Chromatinkörnchen auffinden können, welche dazu noch alle in der gleichen Ebene lagen und somit unter einander gleichwerthig waren. Ich habe das sowohl an Osmium-Carminpräparaten gesehen als auch an Kernen, welche mit Chromsäure abgetödtet und in Safranin gefärbt waren (Fig. 5). Später sind die Bilder nicht mehr in gleichem Maasse beweiskräftig, da die Stäbchen, die Elemente der Kernplatte, aus einzelnen Körnern bestehen; indessen sie bieten auch keinen Anhaltspunkt zur Annahme, dass die Sonderung in die Seitenplatten schon präformirt sei. Eine derartige Ansicht wird ausserdem auch widerlegt durch die Beobachtung der folgenden Processe, welche zur Spaltung der Kernplatte in die Seitenplatten führen.

Hat man einen Kern in dem Moment abgetödtet, wo die Spaltung der Kernplatte soeben vor sich geht, so kann man schon mit Hilfe von Wasserimmersion erkennen, dass einzelne Stäbchen in die Elemente der Seitenplatten zerfallen sind, andere aber noch nicht (Fig. 7 u. 8). Letztere gehören aber schon mit ihren Enden den in Bildung begriffenen Seitenplatten an und sind nicht selten in der Mitte bisquitförmig eingeschnürt, als ob sie demnächst hätten getheilt werden sollen. In Figur 25 stelle ich ausserdem zum Beweis einen bei Zeiss $^1/_{18}$ Oc. 2 gezeichneten Kern auf einem etwas früheren Stadium dar. Der Beginn der Spaltung liess sich

hier daraus errathen, dass die Kernplatte sehr breit war und als Ganzes bei schwacher Vergrösserung betrachtet in ihren centralen Partieen eine Aufhellung als Ausdruck des hier sich bildenden Spaltes erkennen liess. Die meisten Stäbchen waren noch ungetheilt, wenn wir ihre Zusammensetzung aus Körnchen ausser Acht lassen, andere dagegen, welche die Veranlassung zu der centralen Aufhellung abgaben, waren in ihrer Mitte mehr oder minder ansehnlich verdünnt.

Nach der Spaltung der Kernplatte erhält sich die Zusammensetzung der Seitenplatten aus einzelnen parallel gestellten Stäbchen lange Zeit über (Fig. 9—11). Selbst wenn sie mit den Polplatten verschmolzen sind und die schüsselförmige Gestalt angenommen haben, ist zunächst die Structur noch zu erkennen, wenn auch mit verminderter Deutlichkeit. Die Stäbchen sind noch fester als früher gegen einander gepresst (Fig. 10), ihre peripheren Enden sind etwas keulig verdickt, ihre centralen Enden dagegen etwas zugespitzt. Auch die Streifen, welche sich zwischen den Seitenplatten ausspannen, sind noch vorhanden als sehr zarte, farblose, schwach körnige Linien. In ihnen sah ich einige Male eine Structur, welche etwas an die Zellplatte Strasburger's erinnerte (Fig. 13). Bei den betreffenden Kernen waren die Seitenplatten erst durch einen schmalen Zwischenraum getrennt und dem entsprechend noch nicht mit den Polplatten verschmolzen. Genau dem Aequator entsprechend zog sich quer durch die Kerntonne eine einfache, eben nur noch angedeutete Lage von Körnchen. Obwohl Gruber etwas Aehnliches abbildet, möchte ich doch auf den Befund nicht viel Gewicht legen, da ich an zahlreichen anderen auf gleichen Stadien befindlichen Kernen die Körnchenzone nicht habe wieder finden können. Ich glaube vielmehr, dass sie durch unregelmässige Gerinnung herbeigeführt worden ist.

Für die Endstadien der Theilung ist die Behandlung mit Reagentien von keinem weiteren Belang; ich begnüge mich daher noch einen Kern zu beschreiben, welcher kurz bevor das Verbindungsstück durchriss, abgetödtet worden war (Fig. 15). Die schüsselförmigen Endstücke waren stark gefärbt und ganz homogen und zeigten auch keine Andeutung mehr von Stäbchenstructur; beide besassen noch auf den einander zugewandten Seiten eine tief in das Innere vordringende Einkerbung und hingen durch einen schmalen Verbindungsstrang zusammen, der sich deutlich durch das umgebende Protoplasma verfolgen liess. Die terminalen

Protoplasmaanhäufungen fehlten, da ihre Substanz zum Theil sich vertheilt, zum Theil zwischen die entstehenden jungen Tochterkerne eingeschoben hatte und den Verbindungsstrang umhüllte.

Wenn letzterer ganz durchschnitten ist und seine Theile in die Kerne aufgenommen worden sind, nehmen diese ein feinkörniges Aussehen an. Dabei bleibt lange Zeit über eine helle Partie wie eine Vacuole im Innern des Kernes erhalten. Ich habe oben schon hervorgehoben, dass die Kerne um diese Zeit leicht durch Gerinnung leiden, wodurch die in Figur 26 abgebildeten Bilder entstehen.

Literatur. Zum Schluss gebe ich noch eine Beurtheilung der Resultate, zu denen Gruber gelangt ist, da es diesem bisher allein geglückt ist, Kerntheilung bei Actinosphaerien zu beobachten. Gruber hat nur ein einziges Exemplar untersuchen können und zwar, nachdem es mit 2 $^0/_0$ Chromsäure behandelt, in Picrocarmin gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen war; er hat daher keine Gelegenheit gehabt, die Reihenfolge der Stadien durch directe Beobachtung festzustellen und durch Vergleich mit dem lebenden Thier die Wirkungsweise des Reagens zu controliren; so erklären sich manche Irrthümer in seiner Darstellung.

Was zunächst die Beobachtungen anlangt, so leiden alle Abbildungen an dem gemeinsamen Fehler, dass Gruber um die Kerntheilungsfigur einen hellen von der Kernmembran umschlossenen Hof zeichnet und die polaren Protoplasmaanhäufungen und die Polplatten gar nicht erwähnt. Daraus schliesse ich, dass das Präparat ungenügend conservirt war. Auf die Conservirung und den Einschluss in Canadabalsam ist es ferner zurückzuführen, dass die streifige Structur des Kerns unvollkommen, die Stäbchenstructur der Seitenplatten gar nicht erkannt worden ist. Die Körnchenreihe, welche an die Zellplatte bei pflanzlichen Zellen erinnert, zeichnet Gruber bei zwei Kernen und hält sie für die Anlage einer Scheidewand, welche bestimmt ist, beide Kerne zu trennen. Diese Deutung sowie die ganze Art, wie Gruber die einzelnen Stadien combinirt, ist irrthümlich. Der multinucleoläre Kern soll sich ihm zufolge direct in den sich theilenden Kern verwandeln, indem sich die Nucleoli in 2 Gruppen sonderen, welche verschmelzend die Seitenplatten liefern; nun soll der Kern sich in zwei Stücke theilen, von denen ein jedes zunächst noch eine Seitenplatte in ihrer ursprünglichen Gestalt enthält, bis diese sich in den Nucleolus umwandelt. Was hier Gruber als Theilstücke beschreibt, sind die Kerne vor der Theilung, bei denen sich die äqua-

toriale Kernplatte ausgebildet hat; er hat die Stadien hier geradezu in die umgekehrte Reihenfolge gebracht, als es in der Natur der Fall ist. Dagegen hat er mit Recht aus den Befunden bei Actinosphaerium geschlossen, dass hier der Nucleolus bei der Theilung eine hervorragende Rolle spielt und dass die Contouren des Kerns niemals verschwinden, was ein Eindringen von Protoplasma in das Innere des sich theilenden Kerns unwahrscheinlich mache.

Beurtheilung der Beobachtungen.

In den folgenden allgemeinen Erörterungen werde ich mich auf die bei Actinosphaerium vorliegenden Verhältnisse beschränken. Sie haben nur den Zweck kurz die Punkte hervorzuheben, welche für den Bau des Kerns und den Verlauf der Kerntheilung von Actinosphaerium charakteristisch sind, und sollen ausserdem noch einige bei der Beobachtung zweifelhaft gebliebene Punkte durch Vergleich mit anderen Thieren aufzuklären versuchen.

Aus den Untersuchungen über den ruhenden Kern geht mit aller Sicherheit hervor, dass die sich färbenden Bestandtheile des Kerns, das Chromatin oder das Nuclein, keine spongiösen Gerüste bilden wie bei den von Frommann, Flemming und Strasburger beschriebenen meisten thierischen und pflanzlichen Kernen. Alles Nuclein ist in den Kernkörperchen enthalten, welche sich daher bei Anwendung von Carmin vorwiegend, bei Anwendung von Safranin sogar ausschliesslich färben, während die umgebenden Kernbestandtheile entweder nur matt rosa oder vollkommen farblos aussehen. Wenn zahlreiche Nucleoli das Innere eines Kerns erfüllen, so sind dieselben lauter einzelne Nucleinkörner, welche, sofern sie überhaupt zusammenhängen, durch achromatische Substanz vereinigt werden.

Schwieriger ist es eine richtige Beurtheilung der übrigen Theile, welche sich im Actinosphaeriumkern neben den Nucleoli vorfinden, zu geben. Solche sind 1. die durch Anwendung von Reagentien sichtbar werdende Körnelung. 2. die mannigfach gestalteten auch im frischen Zustand erkennbaren Paranucleinstücke. 3. die oben ganz kurz noch erwähnten, in Figur 18 abgebildeten stark lichtbrechenden Körperchen; 4. die Kernmembran. Lassen wir letztere zunächst ausser Acht, so scheinen mir die 3 übrigen Elemente auf ein und dieselbe Bildung zurückführbar zu sein, auf ein Gerüst farbloser Substanz, welche man Paranuclein

oder Achromatin nennen kann, ein Gerüst, welches den Zwischenraum zwischen dem Nucleolus und der Kernmembran ausfüllt. Dass ein solches Gerüst bei genügender Feinheit optisch auch bei den stärksten Vergrösserungen nur unter dem Bild einer feinen Körnelung erscheint, ist genügend bekannt; zu erläutern bliebe daher nur, wie sich dazu die unter 2 und 3 aufgeführten Theile verhalten. Ich deute sie als besondere Verdichtungen des achromatischen Gerüstes, welche in Folge dessen schon im frischen Kern zu erkennen sind. Hierzu würde sehr wohl passen, dass ich sie vielfach vermisst habe; denn es wäre ganz gut denkbar, dass das Gerüst häufig einen in allen seinen Theilen gleichförmigen Charakter besitzt und nur ab und zu in der Gegend der Kernkörperchen sich verdichtet.

Zu der hier vorgetragenen Deutung meiner Befunde habe ich mich erst entschlossen, als ich mit ganz analogen Verhältnissen bei Insectenkernen bekannt wurde, auf welche ich in einer späteren Publication zurückkommen werde. Bei den Insectenkernen ist auch ein einfacher Nucleolus vorhanden, welcher sich allein färbt, ausserdem ein Gerüst von achromatischer Substanz, welches schon im frischen Zustand undeutlich erkannt werden kann, aber erst bei Anwendung von Reagentien schärfere Contouren erhält. Da die Kerne sehr gross sind, sind die einzelnen Maschen des Gerüsts weit und können schon mit guten Trockensystemen aufgelöst werden.

Ganz besonders aber wurde ich bei meinem Urtheil bestimmt durch die Beobachtung eigenthümlicher Umwandlungen, welche die Structur der Insectenkerne erleidet, wenn, wie ich vermuthe, die Kerntheilung vorbereitet wird. Vom Nucleolus, dessen Contouren unregelmässig lappig werden, lösen sich Körnchen ab und verbreiten sich im achromatischen Gerüst, bis er ganz in kleine Körnchen aufgelöst ist. Um diese Zeit wird auch bei den Insectenkernen das Bild eines Gerüstwerks getrübt, weil die weit verbreiteten, an Safraninpräparaten intensiv rothen Chromatinkörnchen dem Kern ein gekörneltes Ansehen verleihen. Die Umwandlungen finden in den zur Theilung sich vorbereitenden Kernen des Actinosphaerium ihr vollkommenes Gegenstück; wenn wir oben gesehen haben, dass vom Nucleolus sich Körnchen sondern und schliesslich die ganze chromatische Substanz als eine Menge feinster Körnchen das Innere der Kerne erfüllt, so deute ich jetzt diesen Vorgang nach Analogie der Insectenkerne dahin, dass die Verbreitung der

Chromatinkörnchen auf den Bahnen eines präformirten Gerüsts achromatischer Substanz sich vollzieht und so eine innige Durchdringung beider Kernsubstanzen herbeigeführt wird.

Zur genaueren Charakteristik der Kernmembran liefern meine Untersuchungen keinen Beitrag. Sie ist ein besonderes Element des Kerns und von der Kernsubstanz verschieden, da sie sich gar nicht färbt. Mit den derben Hüllen, wie sie das Binnenbläschen der Radiolarien und die Keimbläschen vieler thierischer Eier umschliessen, scheint sie mir gleichfalls nicht vergleichbar zu sein, da sie im frischen Zustand nur als eine zarte Contour erscheint und erst bei der Anwendung von Reagentien, welche Gerinnungen erzeugen, deutlicher wird. Sie scheint daher aus einer gerinnungsfähigen Substanz zu bestehen, so dass man an eine Verwandtschaft mit dem Paranuclein oder Achromatin denken könnte.

Was nun die Theilung des Kernes anlangt, so nimmt dieselbe ihrem gesammten Charakter nach eine vermittelnde Stellung ein zwischen den Kerntheilungen, wie sie bei den Pflanzen und den Thieren vorkommen, und den Kerntheilungen der Protozoen. Letztere nähern sich am meisten dem Schema, welches man früher von der directen Kerntheilung entworfen hat. Die bisquitförmige Einschnürung des Kernes, welcher stets seine deutlichen Contouren beibehält, tritt bei den Protozoen in den Vordergrund; die inneren Differenzirungen der Kernsubstanz fehlen entweder ganz oder äussern sich nur in einer gleichförmig faserigen Beschaffenheit. Eine Ausnahme von dieser Regel machen zur Zeit nur die Nebenkerne der Infusorien, bei denen es zur Bildung von Kern- und Seitenplatten kommt. Bei den Kerntheilungen der Pflanzen und Thiere dagegen ist die bisquitförmige Einschnürung undeutlich, da die Contouren des Kernes überhaupt nicht scharf gezogen sind. Wird doch hier gerade in der Neuzeit wieder behauptet, dass die Grenzen von Kernsubstanz und Protoplasma bei der Theilung gänzlich untergehen und dass sogar eine Vermengung beider Substanzen eintritt. Dafür erscheint die ganze Kerntheilung vielmehr unter dem Bilde einer complicirten und äusserst regelmässig verlaufenden Umlagerung der Kerntheilchen, welche zu der so wichtigen Differenzirung in die achromatischen Kernfäden und die chromatischen Elemente der Kern- und Seitenplatten führt. Beide Substanzen sind so scharf von einander getrennt, dass man sie für Elemente halten könnte, die nichts mit einander zu thun haben.

Das Actinosphaerium theilt mit den Protozoen die Gestaltveränderungen, welche der gesammte Kern während der Theilung

erfährt; derselbe ist ebenfalls auf jedem Stadium scharf umgrenzt und schnürt sich zum Zweck der Theilung im Aequator bisquitförmig ein. Bei Actinosphaerium ist es daher nicht gut zulässig, die vorübergehend von Flemming vertretene und neuerdings wieder von Strasburger aufgenommene Ansicht zu vertreten, dass die Kernfäden aus Protoplasma bestehen, welches nach Auflösung der Kernmembran in das Kerninnere eingedrungen ist. Eine solche Annahme stösst bei näherer Prüfung auf grosse Schwierigkeiten, da die Streifung des Kerns in einem erheblichen Abstand von der Kernmembran durch eine streifige Anordnung des körnig gewordenen Kerninhalts ganz allmählig sich entwickelt.

Soweit es sich um innere Structuren handelt, bieten die in Theilung begriffenen Actinosphaerienkerne viele Anknüpfungspunkte an die Kerne der Thiere und Pflanzen, namentlich die Kerne thierischer Eizellen. Wie bei den letzteren bildet sich eine Kernplatte, spaltet sich dieselbe in die aus einander rückenden Seitenplatten, wandern die einzelnen Stücke der Seitenplatten an achromatischen Fäden den Kernpolen zu. Gleichzeitig fehlt es aber auch nicht an Momenten, welche an die Kerntheilung der übrigen Protozoen erinnern. Vor dem Auftreten der Kernplatte findet sich ein Stadium, welches bei der Kerntheilung der Infusorien, vorzüglich von Spirochona gemmipara auftritt. Wie dort, so verlaufen von Polplatte zu Polplatte Streifen, welche sich noch in ganzer Ausdehnung färben. Mir scheint hier ein Anhaltspunkt für die Deutung der sich theilenden Infusorienkerne gegeben zu sein. Das betreffende Stadium ist bei Actinosphaerium dadurch veranlasst, dass die achromatischen Kernfäden in ihrer ganzen Ausdehnung Chromatinstückchen enthalten. Ich glaube, dass man etwas Aehnliches auch für die Infusorien annehmen muss, dass auch hier die Kernfäden selbst aus Achromatin bestehen, dass sie aber in ganzer Ausdehnung von Chomatin bedeckt sind, dass sie in Folge dessen selbst gar nicht sichtbar werden oder doch nur in so fern, als sie einen Einfluss auf die Anordnung der Chromatintheile gewinnen.

Aber die Kerntheilung von Actinosphaerium verdient, auch abgesehen von der vermittelnden Stellung, welche sie einnimmt, ein hervorragendes Interesse, ganz besonders durch die Art und Weise, wie die Seitenplatten gebildet werden. Bei den thierischen Zellen ist Flemming zum Resultat gekommen, dass sie von Anfang an getrennt angelegt werden, und Strasburger ist ihm für die pflanzlichen Objecte beigetreten. Flemming namentlich

hat dann weiter diese Wahrnehmung generalisirt; überall soll die Zweitheilung der chromatischen Elemente in eine linke und rechte Seitenplatte schon zur Zeit vorhanden sein, wo die plattenförmige Anordnung beginnt, auch da, wo früher eine einheitliche Kernplatte, welche durch Spaltung die Seitenplatten liefere, angenommen wurde. Mir scheint hier Flemming zu weit zu gehen. Bei Actinosphaerium jedenfalls treffen seine Vermuthungen nicht zu. Ich will nicht allzuviel Werth auf die Beobachtung legen, dass man am lebenden Thier die Kernplatte erst einheitlich sieht und dann durch directe Beobachtung die Spaltung verfolgen kann. Hier könnte ja eine Täuschung obwalten, indem es möglich wäre, dass die Theile der Seitenplatten zwar schon getrennt sind, aber dicht bei einander liegen und dass so die Sonderung verdeckt würde. Aber ich muss betonen, dass die Bilder, welche man mit Reagentienbehandlung gewinnt, dieser immerhin etwas gekünstelten Deutung direct widersprechen. Erstens kann man die Spaltung der Kernplatte an den einzelnen Elementen nachweisen, welche bisquitförmig eingeschnürt sind; zweitens kann man beobachten, dass die erste Anlage der Kernplatte eine einzige Körnchenreihe ist. Namentlich die zweite Beobachtung, welche ich wiederholt gemacht habe, scheint mir jede andere Deutung auszuschliessen.

Eine dritte Besonderheit endlich, durch welche sich die Kerntheilung des Actinosphaerium auszeichnet, ist die Anwesenheit der Polplatten. Dieselben sind Anhäufungen einer homogenen Substanz, die sich zwischen den streifigen Theil des Kerns und die homogenen Protoplasmakegel einschieben. Sie können nur für Derivate des Zellkerns angesehen werden, da sie durch Aufhellung der peripheren Partieen des Kerns entstehen. Auch sind sie anfänglich nur gegen das Protoplasma, nicht aber gegen die streifige Kernsubstanz scharf gesondert. Hier tritt erst ganz allmählich die Grenze deutlich hervor, um später wieder zu verschwinden, wenn die aus Chromatin bestehenden Seitenplatten mit ihnen verschmelzen.

Schwieriger ist es zu entscheiden, welche Bestandtheile des Kerns in ihnen enthalten sind. Im Ganzen scheinen mir nur 2 Möglichkeiten gegeben, entweder ist es das Paranuclein oder es ist die Kernmembran, welche die Polplatten liefert. Für die Kernmembran spricht der Umstand, dass die Polplatten sich von ihr gar nicht absetzen. Allein dabei muss man in Betracht ziehen, dass um diese Zeit von einer deutlich nachweisbaren Kernmembran überhaupt nicht die Rede sein kann. Als einziger Beweis

für die Fortdauer derselben kann die scharfe Contourirung des Kerns angeführt werden, während eine klare und bestimmte doppelt contourirte Schicht nicht mehr sichtbar ist. Auch würde mit einer Ableitung aus der Kernmembran die ganze Entstehungsweise der Polplatten wenig harmoniren.

Weiteres Licht wird auf die uns hier beschäftigende Frage geworfen, wenn wir die ähnlichen Verhältnisse, welche ich früher von der Spirochona gemmipara[1]) beschrieben habe, zur Beurtheilung heranziehen. Bei diesem Infusor sind während der Kerntheilung ebenfalls Polplatten vorhanden; sie sind sogar viel mächtiger als bei dem Actinosphaerium, was es möglich macht, den Beweis zu führen, dass sie Etwas von der Kernmembran Verschiedenes darstellen. Wie ich dort im Einzelnen zu begründen versucht habe, gehen sie aus einem nucleolusartigen Körper hervor, welcher kurz vor der Theilung sich individualisirt und bei den die Theilung einleitenden Vorgängen eine bedeutsame, man möchte fast sagen diese Vorgänge beherrschende Rolle spielt. Sie erhalten sich auch nach der Theilung als besondere, durch eine scharfe Demarkationslinie abgegrenzte Theile des Kerns, bis aus ihnen wieder durch Umwandlung der erwähnte nucleolusartige Körper hervorgeht.

Bei der grossen Uebereinstimmung im Aussehen und in der Anordnung kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Polplatten von Actinosphaerium und Spirochona gleichwerthige Bildungen sind; daraus folgt aber mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass sie auch bei Actinosphaerium aus Theilen hervorgehen, welche innerhalb der Kernmembran liegen. Und so werden wir auf die zweite Möglichkeit hingeleitet, dass die Polplatten aus dem Paranuclein entstehen, eine Ansicht, die in dem ganzen optischen Verhalten und dem ganzen Imbibitionsvermögen beider Substanzen wichtige Stützen findet.

Bei der Ableitung der Polplatten aus dem Achromatin begegnen wir nun einer auf den ersten Blick ziemlich erheblichen Schwierigkeit. Aus der achromatischen Substanz, dem Paranuclein, habe ich oben auch die Kernfäden abgeleitet. Die Kernfäden scheinen aber bei Actinosphaerium scharf gegen die Polplatten abgesetzt, als wären sie Gebilde ganz anderer Art, während doch bei der hier ausgesprochenen Vermuthung man erwarten müsste,

---

[1]) R. Hertwig, Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschrift Bd. XI p. 149.

dass sie continuirlich sich in die Polplatten fortsetzen. Indessen auch diese Widersprüche lassen sich meiner Ansicht nach ohne Schwierigkeit erklären.

Von den Kernfäden thierischer und pflanzlicher Objecte unterscheiden sich die Kernfäden des Actinosphaerium durch ihre fein gekörnelte Beschaffenheit. Schon im speciellen Theil deutete ich diese Erscheinung durch die Annahme, dass die Kernfäden zwar aus Paranuclein bestehen, dass sie aber ausserdem noch geringe anhaftende Spuren von tingirbarem Nuclein enthalten. Letzteres ist anfänglich zweifellos in ganzer Ausdehnung auf den Kernfäden vorhanden, ehe es sich zu der Kernplatte concentrirt und verleiht den Kernfäden ein sehr deutliches gekörneltes Aussehen. Zurückbleibende Spuren von Nuclein sind es wahrscheinlich, welche auch später die Körnelung der an sich homogenen Kernfäden bedingen und der Grund werden, dass die Fäden gegen die Polplatten scharf gesondert sind.

Tafelerklärung.

Tafel I.

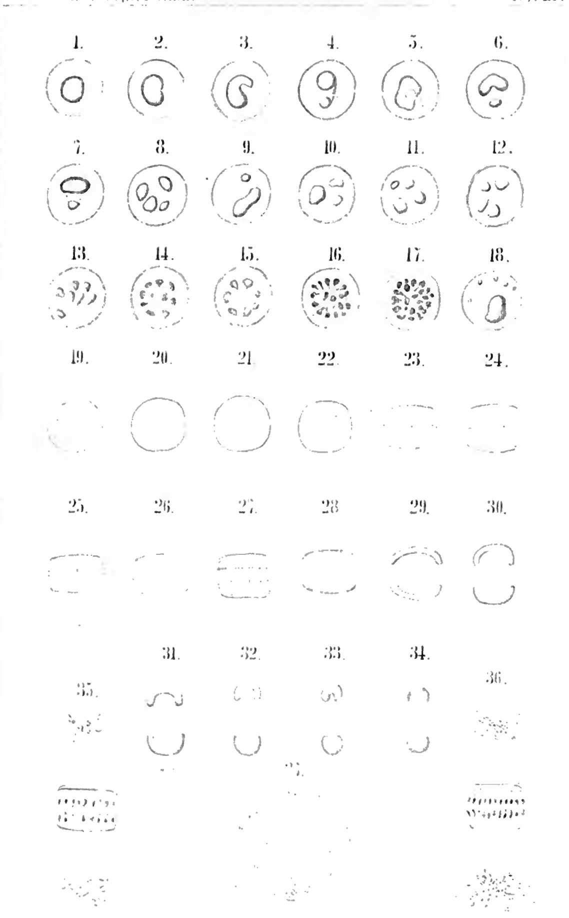
Sämmtliche Figuren sind bei Zeiss J. Oc. 2 gezeichnet.

Fig. 1—18. Verschiedene Formen des ruhenden Kerns nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure, z. Th. mit nachfolgender Carminfärbung, z. Th. mit nachfolgender Behandlung mit Kali bichromicum.

Fig. 19—34. Verschiedene Stadien der Kerntheilung im frischen Zustand, nach 2 Objecten gezeichnet; von dem einen stammen Fig. 19—24, von dem anderen 24—34. Die Bilder waren zunächst ohne Prisma nach dem lebenden Object entworfen worden; Grösse und Gestalt der Kerne wurden später genauer bestimmt nach fixirten Präparaten, welche mit dem Prisma gezeichnet wurden.

Fig. 35 und 36. 2 Spindeln durch Zerzupfen isolirt.

Fig. 37. Ein Kern, bei welchem die Kerntheilung einen abnormen Verlauf genommen hat. Osmium-Essigsäurepräparat. Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.


REESE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA.

Tafel II.

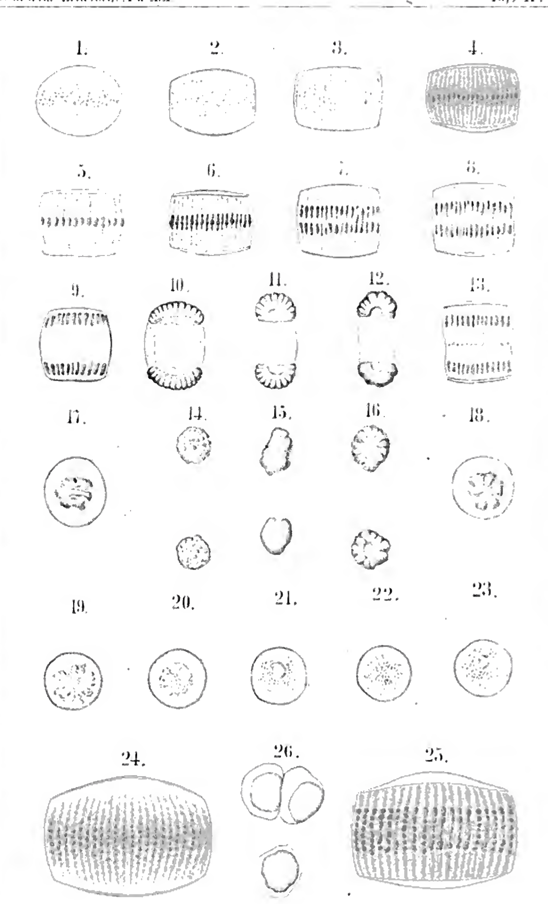
Fig. 1—16. Verschiedene Stadien der Kerntheilung von verschiedenen Exemplaren, welche mit Osmium-Essigsäure oder Osmium-Chromsäure behandelt und dann z. Th. gefärbt, z. Th. mit Kali bichromicum ausgewaschen worden waren. Nur Fig. 5 und 13 nach Chromsäure-Safraninpräparaten gezeichnet. Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Fig. 17—23. Vorbereitungen zur Kerntheilung. Fig. 17—22 von einem, Fig. 23 von einem anderen Actinosphaerium. Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Fig. 24 und 25. 2 Stadien der Kerntheilung, mit Osmium-Essigsäure behandelt und mit Picrocarmin gefärbt. Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 3. Tubuslänge 250 mm.

Fig. 26. Aus der Theilung hervorgegangene Kerne nach Chromsäurebehandlung, Kernmembran von dem geronnenen Kerninhalt abgehoben, so dass das Bild eines uninucleolären Kernes entsteht. Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Gustav Fischer



Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig, o. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

und

Dr. Richard Hertwig, o. Professor der Zoologie an der Universität Bonn.

Heft 1.

Die Kerntheilung

bei

Actinosphaerium Eichhorni.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Welchen Einfluss

übt

die Schwerkraft

auf die

Theilung der Zellen?

Von

Dr. Oskar Hertwig,
o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

Mit 1 lithographischen Tafel.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig, o. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

und

Dr. Richard Hertwig, o. Professor der Zoologie an der Universität Bonn.

Heft 2.

Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Welchen Einfluss

übt

die Schwerkraft

auf die

Theilung der Zellen?

Von

Dr. Oskar Hertwig,
o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

Mit 1 lithographischen Tafel.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Vor noch nicht Jahresfrist hat E. Pflüger zwei wichtige Abhandlungen[1]) veröffentlicht: „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo". In denselben hat Pflüger, wie schon aus dem Titel hervorgeht, sich das besondere Verdienst erworben, ein ganz neues Forschungsgebiet eröffnet zu haben. Am Froschei, welches seit Prevost und Dumas so oftmals eingehenden Untersuchungen über den Furchungsprocess gedient hat, hat er jetzt wieder eine Reihe ganz neuer und auf den ersten Blick sehr merkwürdiger Erscheinungen entdeckt und dadurch bereits eine Anzahl weiterer Arbeiten anderer Forscher hervorgerufen.

Wie Pflüger mit Recht bemerkt, haben die Eier der Batrachier für die Lösung gewisser principieller Fragen die werthvolle Eigenschaft, dass sie bei einer ziemlich beträchtlichen Grösse aus einer dunkel pigmentirten und aus einer hellen, weil unpigmentirten Hemisphäre, bestehen und in Folge dessen auch eine feste und leicht bestimmbare Eiaxe besitzen, welche man erhält, wenn man die Mitte der pigmentirten mit der Mitte der unpigmentirten Hälfte der Kugeloberfläche verbindet. Die Axe nimmt stets eine lothrechte Stellung ein, wenn Froscheier befruchtet und in Wasser gebracht werden, so dass die Gallerthülle quellen kann. Hier-

[1]) 1) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXI 1883.

2) Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. 2. Abhandlung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII 1883.

bei wird immer der Mittelpunkt der schwarzen Hemisphäre, nach oben gekehrt, daher er auch als oberer oder animaler Pol bezeichnet wird im Gegensatz zum Mittelpunkt der weissen Hemisphäre, dem unteren oder vegetativen Pol. Der Schwerpunkt des Eies fällt mithin nicht mit dem Centrum der Kugel zusammen, sondern ist mehr dem vegetativen Pole genähert. Zu der Eiaxe stehen die beiden ersten Furchungsebenen in einem gesetzmässigen und leicht erkennbaren Verhältniss. Sie sind ebenfalls genau lothrecht gestellt und schneiden einander unter rechtem Winkel in einer Linie, welche unter normalen Verhältnissen mit der Eiaxe zusammenfällt und Furchungsaxe genannt wird. So zerlegt sich das Ei durch die zwei ersten Theilungen in vier gleichgrosse Stücke, deren jedes mit einer schwarzen oberen und einer weissen unteren Hälfte versehen ist. Die dritte Theilungsebene bildet sich darauf genau in horizontaler Richtung aus, fällt aber nicht mit dem Aequator des Eies zusammen, sondern schneidet die Eiaxe in einiger Entfernung vom animalen Pole, so dass jetzt vier kleinere nach oben gelegene oder animale Zellen und vier grössere, zum Theil unpigmentirte, am vegetativen Pole symmetrisch gruppirte, vegetative Theilstücke entstanden sind.

Von diesem normalen Furchungsschema hat Pflüger höchst interessante Abweichungen durch experimentelle Eingriffe hervorrufen können. Er hat die nach der Befruchtung bald eintretende Drehung der Eier dadurch zu verhindern gesucht, dass er die letzteren mit ihrer klebrigen Schleimhülle einzeln auf Uhrschälchen festklebte und sie nur mit einem Tropfen besamten Wassers befruchtete. Da in Folge des geringen Wasserzusatzes die Gallerthülle nicht genügend quellen kann, bleibt sie dem Dotter fest aufliegen und hemmt das Rotiren desselben, ohne aber das Eintreten des Furchungsprocesses zu stören. Der Experimentator hat so ein Mittel in der Hand, um beim Aufkleben der Gallerthülle oder später durch Verstellung der Uhrschälchen der Eiaxe jede beliebige Richtung zur Horizontalebene zu geben. Hierbei entdeckte Pflüger die auffallende Thatsache, dass auch in allen den Fällen, wo die Eiaxe keine lothrechte ist, doch die beiden ersten Furchungsebenen mit Constanz vertical gestellt sind, und er zog aus diesen Fundamentalversuchen, sowie aus einer Reihe sich anschliessender weiterer Beobachtungen den weittragenden Schluss, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Zelltheilungen ausübt, dass „die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die

Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat." Er bezeichnet die von ihm entdeckten Thatsachen „als einen speciellen Fall eines allgemeineren noch unbekannten Gesetzes, wonach die Schwerkraft die Organisation überhaupt beherrschen soll."

Als ich die bedeutungsvollen Abhandlungen kennen lernte, wollte es mir auf Grund der Erfahrungen, welche ich über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der verschiedensten Thiere gesammelt hatte, fraglich erscheinen, ob die an sich ausserordentlich werthvollen Experimente nur die eine ihnen von Pflüger gegebene Deutung zuliessen. Bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich in unserer medicinischen Gesellschaft gleich nach dem Erscheinen der ersten vorläufigen Mittheilung von Pflüger entspann, sprach ich die Ansicht aus: es möchten die neu entdeckten Thatsachen sich wohl so erklären lassen, dass im Froschei sich Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht befinden, von welchen die eine normaler Weise mehr nach dem animalen Pol, die andere nach dem vegetativen Pole zu angesammelt ist, woraus sich das Bestreben der Eier ihre primäre Axe lothrecht zu stellen erklärt. Wenn nun die Eier in eine Zwangslage, wie es durch Pflüger geschehen ist, gebracht worden sind, werden sie zwar verhindert in der Dotterhaut zu rotiren, bis der excentrisch gelegene Schwerpunkt in die Ruhelage gekommen ist, aber desswegen ist noch keineswegs ausgeschlossen, dass nicht im Innern eine Verschiebung der verschiedenartigen Eibestandtheile an einander erfolgt, bis letztere wieder sich mehr oder minder an dem durch die Zwangslage bestimmten oberen Pole angesammelt und dadurch ein dem normalen Zustand ähnliches Gleichgewichtsverhältniss hergestellt haben. Zur Veranschaulichung meiner Ansicht wies ich auf das Hühnerei, an welchem die Keimscheibe auch den höchsten Punkt im Dotter einnimmt, mag das Ei gelagert werden wie es will. Die Heranziehung dieses Beispieles lag mir nahe. Lehrt uns doch eine vergleichende Betrachtung, dass die inäqual sich furchenden Eier, zu welchen das Froschei gehört, einen Uebergang bilden zu den meroblastischen Eiern der Fische, Vögel und Reptilien. Die bei ersteren am animalen Pole angesammelte Substanz entspricht der Keimscheibe, doch mit dem Unterschiede, dass die Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter hier schärfer durchgeführt, dort gleichsam noch mehr in Vorbereitung begriffen ist.

Ob die von Pflüger aufgestellte Hypothese, dass die Schwerkraft die Zelltheilung überhaupt beherrscht, richtig ist,

muss sich zeigen, so schloss ich weiter, bei der Theilung von solchen kugeligen Eiern, die aus gleichartigem Dottermaterial aufgebaut einen central gelegenen Schwerpunkt haben. An den Eiern der Echinodermen, welche diesen Bedingungen entsprechen, nahm ich mir vor eine derartige Prüfung durchzuführen, sobald sich mir dazu eine Gelegenheit bieten würde. Soweit mir aus meinen früheren Untersuchungen noch erinnerlich war, konnte hier die erste Theilungsebene die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe einnehmen.

Noch ehe ich Gelegenheit hatte, mir hierüber wieder Gewissheit zu verschaffen, hat Born wenige Monate nach der Publication von Pflügers Abhandlungen gegen die in ihnen aufgestellte Hypothese Zweifel laut werden lassen und dieselben in einer Anmerkung in seinen „Beiträgen zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten" ausgesprochen [1]).

Born vermuthet, es möchten sich die von Pflüger mitgetheilten Thatsachen in der Weise erklären lassen, dass bei den in Zwangslage befindlichen Eiern der befruchtete Kern resp. dessen Umgebung als der specifisch leichtere Theil des Eiinnern seinen Platz verändere und sich, soweit es die Consistenz der Eirinde erlaubt, dem höchsten Puncte der Eioberfläche nähere. Er versprach an den Froscheiern eine experimentelle Prüfung nach dieser Richtung im nächsten Frühjahr vorzunehmen, was jetzt auch geschehen ist. Während ich noch am Mittelmeer verweilte, hat Born bereits eine kurze Mittheilung [2]) seiner Ergebnisse veröffentlicht. Aus ihnen geht in der That hervor, dass bei Eiern, die in Zwangslage gebracht werden, Verlagerungen im Eimaterial namentlich in Bezug auf den Kern eintreten, was sich zum Theil schon am Studium der Oberflächenveränderungen, hauptsächlich aber an Durchschnittsbildern erkennen lässt.

Gleichzeitig mit Born haben Roux und Rauber die Pflüger'sche Hypothese einer experimentellen Prüfung unterworfen.

---

[1]) G. Born, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Arch. f. d. ges. Physiologie XXXII pag. 479—81.

[2]) G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Verhandlungen der medicinischen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Lieferung vom 4. April 1884. Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift Nr. 8.

Roux[3]) stellte den Versuch an, ob die Froscheier sich bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere noch entwickeln können. Er brachte gleich nach der Befruchtung das Beobachtungsmaterial in feuchte Watte verpackt auf einen Centrifugalapparat, dessen Umdrehungsgeschwindigkeit so regulirt wurde, dass die an ihm befestigten Eier während der Umdrehung die beliebig durcheinander gerichteten Anfangsstellungen ihrer Eiaxen beibehielten. Es zeigte sich, dass die Eier sich nicht minder gut und minder rasch entwickelten, als die unter normalen Bedingungen befindlichen; es wurde festgestellt, dass jetzt die erste Furchungsaxe immer, auch wenn die Objecte in der Gallerthülle fixirt worden waren, mit der Eiaxe zusammenfiel, dass die erste Horizontalfurche mit wenigen Ausnahmen wie normal näher dem schwarzen Pole lag, dass die schwarzen, jetzt weder oberen noch unteren Zellen sich rascher theilten als die weissen und dass der Urmund normaler Weise am Rande der weissen und schwarzen Hemisphäre sich befand. Roux zieht hieraus mit Recht den Schluss, „dass die Schwerkraft nicht unerlässlich nöthig für die Entwicklung ist, dass ihr keine nothwendige richtende und die Differenzirung veranlassende Wirkung zukommt", dass vielmehr „das befruchtete Ei alle zur normalen Entwickelung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt und producirt."

Rauber[2]) hat im Sinne von Pflüger Schwerkraftversuche an Forelleneiern angestellt. Wenn er dieselben mit eigens construirten versilberten Klammern fixirte und so lagerte, dass der Keim nach abwärts gerichtet war, so zeigte die Dotterkugel das Bestreben aus der umgekehrten Lage in die Normalstellung zurückzukehren. Dabei durchschritt der Keim, indem er die normale Lage zu gewinnen suchte, nicht etwa den Nahrungsdotter in kürzester Linie, sondern er machte eine peripherische Bewegung, es rotirte die ganze Eikugel innerhalb des zwischen ihr und der Eikapsel vorhandenen engen Zwischenraumes. Wenn man diesem Rotationsbestreben durch immer erneute Lagecorrecturen entgegen wirkte, so blieb eine normale Entwicklung aus. In einigen Fällen

---

[1]) Wilhelm Roux, Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere.
Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift. Nr. 6. 1884.

[2]) A. Rauber, Schwerkraftversuche an Forelleneiern.
Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 12. Febr. 1884.

bewahrte zwar der Keim als ganzes seine Form, war aber auf's seltsamste und nur in kleinen Strecken zerklüftet, in anderen Fällen dagegen bot er eine zerflossene dünne Schicht auf der Dotterkugel dar, ohne dass eine Spur von Furchung vorhanden war.

Rauber experimentirte auch mit der Centrifugalkraft und beobachtete, dass die Forelleneier sich im Centrifugalapparat so lagern, dass die Eiaxe wagrecht und zwar der Keim centripetal, der Nahrungsdotter centrifugal gerichtet ist, und dass sie sich in dieser Stellung ganz normal entwickeln. Rauber zieht aus diesen Experimenten den Schluss, dass die Schwerkraft auch durch die Centrifugalkraft ersetzt werden könne, dass aber eine richtende Kraft überhaupt vorhanden sein müsse, sei es diese oder jene, unter deren Einfluss die Entwicklung sich vollziehe.

Noch ehe die vorläufigen Mittheilungen von Born, Roux und Rauber erschienen waren, hatte ich während der Osterferien einen 6wöchentlichen Aufenthalt am Mittelmeer benutzt um neben anderen Untersuchungen die Pflüger'sche Theorie, wie ich es mir schon vor längerer Zeit vorgenommen hatte, an den Eiern der Echinodermen zu prüfen, welche für die Entscheidung der vorliegenden Fragen insofern wichtig sind, als sie einer äqualen Furchung unterliegen.

Die von mir zur Beobachtung gewählten Seeigeleier sind sehr klein, vollkommen durchsichtig und rein kugelig. Sie bestehen fast nur aus Protoplasma oder Bildungsdotter, der sehr kleine gleichmässig im Inhalt vertheilte Körnchen aufweist, während Dotterconcremente, Fetttropfen und dergl. ganz fehlen. Der befruchtete Kern kommt immer in den Mittelpunkt der Kugel zu liegen, in welchen wir auch wohl ohne Bedenken ihren Schwerpunkt verlegen dürfen, in Anbetracht der gleichförmigen Vertheilung und des gleichartigen Characters des Dottermaterials. Eine bestimmte Eiaxe lässt sich daher nicht unterscheiden, vielmehr dürfen wir annehmen, dass alle Axen einander gleichwerthig sind. Unmittelbar nach der Befruchtung hebt sich eine feine Membran von der Dotteroberfläche ab und lässt einen nicht unbeträchtlichen mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum hervortreten, in welchem die Eikugel Rotationen unbehindert würde ausführen können.

Um die Eier während der Theilung unter dem Mikroskop zu beobachten, brachte ich eine grössere Anzahl nach vorgenommener Befruchtung in einen hängenden Wassertropfen an der Unterfläche eines Deckgläschen's, mit welchem eine kleine feuchte Kammer

geschlossen wurde, so dass die Entwicklung viele Stunden ungestört vor sich gehen konnte. Der Apparat wurde dann auf dem Mikroskoptisch ruhig stehen gelassen und die erste Theilung abgewartet, welche bei einer Zimmertemperatur von 14 Grad Reaumür etwa nach einer und einer halben Stunde erfolgte.

Da die Eier im hängenden Tropfen sowie in der weit abstehenden Dotterhaut ohne Hemmniss rotiren können, da ferner bei ihrer ausserordentlichen Kleinheit die Reibungswiderstände sehr gering sind, so musste es sich gewiss an solchen Objecten zeigen, ob die Schwerkraft eine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt. Von einer solchen aber war, um es gleich hervorzuheben, nichts zu bemerken. Schon auf dem Stadium, wo der faserig metamorphosirte Kern sich gestreckt und die am lebenden Object deutlich erkennbare Hantelfigur hervorgerufen hat, ist bei mittelstarken Vergrösserungen wie bei Zeiss D wahrzunehmen, dass die Axe der Kernspindel zwar häufig in der Horizontalebene liegt (Fig. 16 *c*), aber sehr oft auch alle möglichen Winkel mit derselben bildet. Nicht selten auch ist sie rein lothrecht gestellt, so dass dann die beiden Köpfe der Hantelfigur sich über einander befinden und sich bei mikroskopischer Untersuchung decken (Fig. 16 *b*). Dann sieht man, wenn man auf die Oberfläche des Eies einstellt, nur e i n e Strahlung, nur den einen Kopf der Hantel, und erst bei Senkung des Tubus gewahrt man die tiefer gelegene zweite, während die erste im mikroskopischen Bilde verschwindet.

Von der Stellung der Kernspindel, deren Lage am lebenden Objecte die Hantelfigur angibt, hängt es ab, in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird. Denn letztere schneidet immer die Axe der Kernspindel in ihrer Mitte unter rechtem Winkel. Wenn also die letztere in der Horizontalebene liegt, so muss die Furchungsebene später genau lothrecht stehen. Ist dagegen die Kernaxe lothrecht gestellt, so muss die Furchungsebene mit der horizontalen zusammenfallen. Schrägstellung der Kernaxe endlich bedingt in entgegengesetzter Richtung erfolgende Schrägstellung der Furchungsebene.

Demnach gestaltet sich nun auch das Resultat, wenn wir etwas später das Präparat nach erfolgter Theilung wieder untersuchen. Bei einem Theil der Eier sehen wir die Furchungsebene vertical gestellt, bei anderen unter allen möglichen Winkeln zur Horizontalebene schräg geneigt (Fig. 16 *a*), bei wieder anderen mit der Horizontalebene zusammenfallen, sodass (Fig. 16, *b*), da die Halb-

kugeln sich von oben gesehen decken, bei oberflächlicher Untersuchung das Ei wie ein ungetheiltes erscheinen kann.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn die Prüfung in einer etwas anderen Weise vorgenommen wird. Man kann die befruchteten Eier, anstatt in den hängenden Tropfen zu bringen, auch in der gewöhnlichen Weise auf dem Objectträger mit einem Deckgläschen bedeckt untersuchen. Nur muss man dann das letztere, damit die unter ihm befindlichen Eier nicht gedrückt werden, mit entsprechend hohen Wachsfüsschen an den 4 Ecken versehen. Auch darf man die Eier erst eine Stunde vor Eintritt der Theilung unter das Deckgläschen bringen, da bei längerem Verweilen unter demselben sie theils durch mangelnden Zutritt von Sauerstoff, theils durch Verdunstung des Meerwassers geschädigt werden.

Die Eier der Echiniden lehren uns also, dass die Schwerkraft nicht schlechtweg einen richtenden Einfluss auf die Lage der Theilungsebenen thierischer Zellen ausübt, dass sie mithin auch keine Kraft ist, welche nach einem uns noch unbekannten Gesetze die thierische Organisation in weitgehender, tief eingreifender Weise beherrscht, wie es Pflüger nach seinen Experimenten am Froschei wahrscheinlich zu machen versucht hat.

Mit diesem negativen Ergebniss ist selbstverständlich die Frage, welche durch Pflüger auf die Tagesordnung gestellt worden ist, in keiner Weise erledigt. Es tritt daher jetzt an uns die Aufgabe heran, von unserem Standpunkt aus zu versuchen, ob zur Zeit eine Antwort auf die aufgeworfene Frage gegeben werden kann. Dies soll den Gegenstand für den zweiten Theil unserer Abhandlung bilden. In demselben werden wir nach den Ursachen zu forschen haben, durch welche die gesetzmässige Aufeinanderfolge der ersten Furchungsebenen in den thierischen Eiern und ihre in vielen Fällen nachweisbare gesetzmässige Orientirung im Raume hervorgerufen wird; und weiterhin werden wir im Anschluss daran zu prüfen haben, wie die durch experimentelle Eingriffe am Froschei erzielten abnormen Furchungserscheinungen zu erklären sind. Zu diesem Zwecke wollen wir uns aber nicht auf die Untersuchung der Eier von Frosch und Seeigel beschränken. Da ein Einzelfall besser verständlich wird, wenn er in seinem Zusammenhang mit der Gesammtheit gleichartiger Erscheinungen dargestellt wird, wollen wir die Gesammtheit der Erscheinungen, welche sich in den thierischen Eizellen vor und nach der Befruchtung abspielen, soweit es nothwendig ist, in das Auge fassen. Wir werden finden, dass hier ein ausgedehntes und werthvolles Be-

obachtungsmaterial vorliegt, durch dessen Heranziehung und Verwerthung ich zur Klärung der zu lösenden Aufgabe beizutragen hoffe.

Zur Erleichterung der Uebersicht wollen wir dasselbe in 4 Abschnitten besprechen. Von diesen handelt der erste über die Vertheilung der Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle. Der zweite Abschnitt wird sich mit der Lage des Kerns im thierischen Ei beschäftigen. In einem dritten Abschnitt wird dann auseinander gesetzt werden, wie von der Lage des Kerns und der Vertheilung des Dottermaterials die Richtung der ersten Furchungsebenen in gesetzmässiger Weise bestimmt wird, im vierten Abschnitt endlich haben wir auf die abnormen Furchungserscheinungen einzugehen. Die auf diesem Wege erzielten Ergebnisse werden wir in einem fünften Abschnitte zusammenfassen.

I. Abschnitt.

Ueber die Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle.

Bekanntlich sind die Eier im Thierreich von einer ausserordentlich verschiedenen Grösse und Beschaffenheit. Bei einigen Arten so klein, dass sie kaum noch mit unbewaffnetem Auge als Pünctchen erkannt werden, erreichen sie bei andern Arten einen im Vergleich zu ersteren riesig zu nennenden Umfang wie in der Classe der Vögel und Reptilien. Gleichwohl haben wir es hier wie dort nur mit einem einfachen Elementartheil, nur mit einer einfachen einkernigen Zelle zu thun. Die verschiedene Grösse und Beschaffenheit der Eier aber hängt davon ab, dass in das Protoplasma der Zelle, hier mehr, dort minder, in mannichfach wechselnder Beschaffenheit Reservestoffe abgelagert werden, welche die Bestimmung haben, allmählich während der embryonalen Theilungsprozesse zur Ernährung der Embryonalzellen aufgebraucht zu werden. Die beiden nach Aussehen und Bestimmung verschiedenen Eibestandtheile hat man als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden, wobei man unter ersterem das active Zellenplasma versteht. Je kleiner die Eier sind, umsomehr bestehen sie fast durchweg aus Bildungsdotter, wie z. B. die Eier der Echinodermen; je mehr sie an Grösse zunehmen, umsomehr wächst in gleichem Maasse der Reichthum des Nahrungsdotters, der aus Eiweiss-plättchen, -schollen, und -kügelchen, aus Fett-körnchen

und -Tropfen zusammengesetzt ist. In der Vertheilung dieses Materiales lässt sich eine gewisse gesetzmässige Erscheinung nicht verkennen. Wenn die Eier klein und nur mit Spuren von Nahrungsdotter versehen sind, so ist derselbe meist gleichmässig im Eiinhalt vertheilt. In Folge dessen fällt der Schwerpunkt — wir wollen uns hier nur mit solchen Eiern beschäftigen, die, wie es ja fast durchweg der Fall ist, Kugelgestalt haben — mit dem Centrum der Kugel zusammen. Im Wasser wird ein solches Ei alle möglichen Lagen einnehmen können, da in Bezug auf die Schwerkraft sich alle seine Axen gleichartig verhalten. Das Ei ist homaxon.

Als Beispiel verweise ich auf die Eier der meisten Echinodermen. An ihnen wüsste ich, nachdem die Richtungskörper hervorgeknospt und von der Oberfläche abgefallen sind (Figur 4) nicht wie es möglich wäre, an irgend einem Merkmal eine Eiaxe vor den übrigen besonders zu kennzeichnen.

Eine besondere Eiaxe wird nun um so deutlicher unterscheidbar, je mehr der Dotterreichthum wächst, da sich jetzt gewöhnlich auch in einem entsprechenden Maasse eine Ungleichheit in der Materialvertheilung ausbildet.

Wir sehen, wie an der Oberfläche einer Eihälfte sich die eigentlich active protoplasmatische Substanz relativ frei von Nahrungskörnchen erhält, während in der entgegengesetzten Eihälfte der Nahrungsdotter immer massenhafter angehäuft wird. Dies kann so weit gehen, dass, wenn die Dotterkörner und Schollen eine ansehnliche Grösse erreichen und dicht aneinander gepresst sind, die protoplasmatische Substanz zwischen ihnen nur noch in Form feinerer Scheidewände oder auf dem Durchschnitt in Form eines zarten Netzwerks bestehen bleibt (Fig. 1—3). Somit sind jetzt an der Eikugel in Folge der verschiedenartigen Vertheilung der beiden Dottersubstanzen zwei ungleichmässig entwickelte und leicht erkennbare Pole entstanden, 1) der formative oder animale Pol *(A)*, an welchem sich der Bildungsdotter in mehr oder minder reichem Maasse ansammelt, und 2) der durch seinen Dotterreichthum ausgezeichnete vegetative Pol *(V)*. Aus der ursprünglich homaxonen ist jetzt eine monaxone Eiform entstanden. Bei dieser hat sich gleichzeitig auch der Schwerpunkt verändert. Denn wenn man Eier, welche die eben beschriebene Beschaffenheit in ausgeprägter Weise zeigen, in Flüssigkeiten bringt und auf ihre Gleichgewichtslage untersucht, ist stets der animale Pol nach oben gerichtet; die Eiaxe nimmt eine lothrechte Stellung ein, der Schwerpunkt ist ein

excentrischer, indem er aus dem Centrum auf der Eiaxe mehr oder minder nach dem vegetativen Pole zu verschoben worden ist. Wir können daraus schliessen, dass im allgemeinen dem Bildungsdotter ein geringeres specifisches Gewicht zukommt als dem Nahrungsdotter. Nirgends tritt wohl diese Thatsache auffälliger hervor, als bei den Eiern der Vögel, bei denen der Bildungsdotter in Form einer Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt. Man mag ein Hühnerei drehen und wenden, wie man will, es wird die Keimscheibe stets und sofort in aller kürzester Zeit die höchste Stelle der Kugel einnehmen.

In manchen Thierstämmen, wie z. B. bei den Mollusken, kann man bei Vergleichung verschiedener Arten verfolgen, wie sich allmählich der Gegensatz zwischen animalem und vegetativem Pole immer schärfer ausprägt.

Bei den relativ kleinen Eiern der Tellerschnecken (Fig. 15) ist, wie wir der Arbeit von Rabl entnehmen, eine deutliche polare Differenzirung ausgeprägt, indem der animale Pol und die animale Hälfte des Keimes von kleinen, der vegetative Pol und die vegetative Hälfte von groben Dotterkörnchen eingenommen werden. Im auffallenden Lichte erscheint daher der animale Pol weisslich, der vegetative gelb. Eine scharfe Grenze zwischen beiden existirt jedoch nicht; vielmehr gehen sie unmerklich und continuirlich in einander über.

Bei den Heteropoden und Pteropoden markirt sich der Gegensatz zwischen animalem und vegetativem Eipol schon schärfer, so namentlich bei Cymbulia (Fig. 1 u. 2). Hier sammelt sich an ersterem eine Scheibe von fast ganz homogenem Protoplasma an, in welchem der grosse Furchungskern eingebettet ist. Der Gegensatz wird um so auffallender, als der vegetative Haupttheil des Eies aus besonders grossen Dotterkörnern zusammengesetzt ist.

Die Endstufe des Sonderungsprocesses wird dann bei den Cephalopoden erreicht, deren voluminöser gewordene Eier dem meroblastischen Typus angehören. Hier hat sich am äussersten Pole eine Scheibe von Bildungsdotter (wie bei Cymbulia) abgesondert; während aber bei letzterer noch das ganze relativ kleine Ei sich theilt, bleibt der Furchungsprocess bei den Cephalopoden bloss auf den Bildungsdotter beschränkt, der dotterhaltige Haupttheil des Eies aber bleibt ungetheilt, weil die Kräfte des spärlich vorhandenen activen Protoplasma gleichsam nicht ausreichen, um das allzu massenhaft angesammelte passive Dottermaterial zu bewältigen und in kleinere Stücke zu zerlegen.

Im Stamme der Wirbelthiere bilden die Eier der Amphibien ausser denjenigen der Cyclostomen und Ganoiden einen Übergang zu den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel. Auch ist hier in ähnlicher Weise wie bei den Mollusken demonstrirbar, dass sich allmählich bei einigen Arten am animalen Pole Protoplasma reichlicher ansammelt, und dass sich dieses bei anderen Arten zu einer Keimscheibe absondert, an welcher sich allein der Furchungsprocess abspielt. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln entwickelt sich überall eine deutlich gesonderte Keimscheibe; bei den Amphibien aber macht sich am animalen, durch seine Pigmentirung characterisirten Pole eine reichlichere Protoplasmaansammlung, welche man erwarten sollte, nicht sofort bemerkbar. Auf mikroskopischen Durchschnitten scheinen die Dotterplättchen in der ganzen Eimasse gleichmässig vertheilt zu sein; nur sind sie, wie Will[1]) bemerkt, am dunklen Eipol von der geringsten Grösse. Gleichwohl weisen verschiedene andere Umstände darauf hin, dass die animale Eihälfte der Amphibien die protoplasmareichere ist und insofern der Keimscheibe meroblastischer Eier, wie z. B. des Hühnereies entspricht. Man darf dies schliessen 1) aus dem eigenthümlichen Verlauf des Furchungsprocesses, der rascher erfolgenden Theilung der animalen Zellen, und 2) aus dem verschiedenen specifischen Gewicht der dunklen und der hellen Hemisphäre. Die erstere ist, wie aus Versuchen von Roux und Born (loco cit.) hervorgeht, schon vor der Befruchtung die leichtere.

Unbefruchtete Froscheier, wenn sie in Wasser gebracht werden, drehen sich, bis dass die Eiaxe lothrecht steht. „Nur geschieht diese Drehung viel langsamer als bei den befruchteten. Während diese verlagert nur wenige Minuten brauchen, um den dunklen Pol nach oben zu richten, dauert es, bis alle unbefruchteten Eier in einer Schale mit Wasser sich vollkommen gedreht haben, oft 5—6 Stunden.“ Ferner hat Roux gefunden, dass „auch Froscheier, welche noch nicht in den Uterus übergetreten waren, und noch der Gallerthülle entbehrten, ja selbst noch ganz unfertige Eier des Eierstocks von erst der halben Grösse der Norm die Drehung zeigten, sobald sie in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewichte, um darin schwimmen zu können, gebracht wurden. Durch Kochen abgetödtete Eier verlieren diese Eigenschaft nicht. Wenn solche aus der Gallerthülle, sofern solche schon vorhanden, ausgelöst und in eine als Vehiculum verwendete

[1]) Will, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zoologischer Anzeiger 1884 Nr. 167.

Mischung von Wasserglas und Wasser gelegt wurden, drehten sie sich mit dem schwarzen Pole nach oben und kehrten nach jeder künstlichen Umwendung in ihre alte Lage rasch zurück." Wenn wir aus einem geringeren specifischen Gewicht auf eine reichlichere Protoplasmaansammlung am animalen Pole der Amphibieneier schliessen, werden wir wohl kaum einen Fehlschluss thun, da wir in zahlreichen Fällen direct sehen können, wie das eine durch das andere bedingt wird.

Der Vertheilung des Dottermaterials in den Eizellen ist schon oftmals nach verschiedenen Richtungen hin Beachtung geschenkt worden. So hat Balfour[1]) vor kurzem dieselbe zur Classification der Eier benutzt, indem er 3 Typen unterscheidet, einen alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen. Alecithal nennt er Eier mit geringer gleichmässig vertheilter Menge von Nahrungsdotter und aequaler Furchung, telolecithal sind Eier mit polarer Differenzirung in Folge der Ansammlung der Dotterkörner am vegetativen Pol, beim centrolecithalen Typus endlich ist das Dottermaterial, wie wir es sehr häufig bei den Arthropoden beobachten, im Centrum angesammelt und von einer mehr oder minder dicken Schicht feinkörnigen Protoplasmas, dem Keimblastem Weismanns, ringsum gleichmässig eingehüllt.

Schon vor Jahren hat Jäger[2]), worauf Rauber aufmerksam macht, die Dottervertheilung mit der Schwerkraft in Beziehung gebracht. Er meint, dass unter dem Einfluss der Erd-Schwere eine Sortirung der Keimprotoplasmabestandtheile in leichtere und schwerere stattfinde, und nennt diesen Process die geocentrische Differenzirung der Eier, die unterscheidbar werdende Eiaxe aber nennt er die geocentrische. Jäger vergleicht das Keimprotoplasma, welchem er einen hohen Wassergehalt zuschreibt, einer Flüssigkeit, in welcher sich bei ruhigem Stehen die darin suspendirten Theile genau in der Ordnung ihres specifischen Gewichts geocentrisch differenziren. Den geocentrischen Differenzirungsprocess betrachtet er als einen sehr bedeutungsvollen und er misst ihm einen so weitgehenden Einfluss auf alle Entwicklungsvorgänge zu, dass er zu dem Schluss kommt: die Befruchtung ist weder die einzige, noch die allgemeinste Entwicklungsursache, sondern die geocentrische Differenzirung des Dotters durch die Erdschwere ist nicht

---

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. I 1880.

[2]) G. Jäger, Zoologische Briefe. XVII. Brief pag. 384—391.

bloss ebenso nöthig, sondern sie ist auch die allgemeinste Entwicklungsursache, die in manchen Fällen (Parthenogenesis) völlig ausreicht, aber in der Mehrzahl der Fälle durch die Wirkung der Befruchtung unterstützt werden muss". Jäger ist zu der Überzeugung gelangt, dass die Schwerkraft der Zeit nach und auch dem Rang nach die erste morphogenetische Kraft bei der Ontogenese ist.

Dieser Anschauung, sowie überhaupt dem Versuch Jägers, die Entstehung telolecithaler Eier einzig und allein aus dem Einfluss der Schwerkraft zu erklären, bin ich nicht in der Lage beizustimmen. Wie eine Prüfung aller Thatsachen lehrt, kann es sich hier nicht bloss um eine einfache mechanische Erscheinung handeln, um eine Sortirung verschieden schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht etwa nach der Weise wie eine Mischung von Wasser und Oel sich in zwei Lagen sondert. Wenn auch selbstverständlich von vornherein zugegeben werden muss, dass die Eisubstanzen von verschiedenem Gewichte unausgesetzt der Einwirkung der Schwerkraft unterworfen sind, so braucht deswegen eine Sortirung nach dem Gewicht doch nicht stattzufinden, solange noch andere Kräfte in der Eizelle wirksam sind und die Anordnung der Theile bestimmen. Solche Kräfte aber sind in jeder Zelle vorhanden. Nicht nur ist das Protoplasma eine mit complicirten Kräften ausgestattete organisirte Substanz, sondern es finden auch zwischen ihr und dem Kern Wechselbeziehungen statt, durch welche die Dotterkörner verhindert werden können, eine ihrer Schwere entsprechende Lage einzunehmen.

Durch Thatsachen lässt sich dieses beweisen. Eine Keimscheibe tritt erst an den reifen und befruchteten Eiern der Fische auf, an den Ovarialeiern, obwohl diese dasselbe Protoplasma und dasselbe Dottermaterial enthalten, fehlt sie, indem die Theile noch scheinbar gleichmässig im Ei vertheilt sind. Warum hat hier die Schwerkraft, welcher das Ei im Ovarium doch ebenso gut unterworfen ist, nicht auch eine Sortirung des verschieden schweren Materials zu Stande gebracht? Warum verweilt bei den unreifen Eiern der Thiere das Keimbläschen, obwohl es, aus flüssigeren Theilen bestehend, specifisch leichter ist, in der Mitte des Dotters und steigt erst bei Beginn der Eireife an die Oberfläche empor? Warum sammelt sich bei den dotterreichen Eiern der Arthropoden der Bildungsdotter nicht als Scheibe an der Oberfläche an, sondern umhüllt ringsum den central gelegenen Dotter?

Solche Beispiele, die sich leicht vermehren lassen, sind Finger-

zeige, dass ausser der Schwere noch andere, sogar wirkungsvollere, in den Eisubstanzen selbst gelegene Kräfte die Anordnung der Theile bestimmen. Wir sind hier sogar in der Lage, zwei in der Eizelle sich abspielende Entwicklungsprocesse anzuführen, durch welche ganz offenbar die Entstehung telolecithaler Eier, wenn nicht ausschliesslich bedingt, so doch wenigstens in hohem Grade gefördert wird, ich meine 1) die Bildung der Richtungskörper und 2) den Befruchtungsact.

1) Bei dem Process, welchen ich in einer andern Arbeit [1]) als die Reifung des Eies bezeichnet habe, rückt das Keimbläschen aus seiner centralen Lage heraus und nach der Oberfläche des Eies empor und zwar wandert es nach dem animalen Pole, wenn ein solcher schon vorher ausgeprägt war; ist dies aber nicht der Fall, so wird diejenige Stelle der Eioberfläche, zu welcher der Kern emporsteigt, zum animalen Pole umgebildet. Während der Wanderung löst sich das Keimbläschen auf und lässt aus einem kleinen Theil seines Inhalts, aus seinen activen Kernbestandtheilen die Richtungsspindel entstehen, welche einen in Theilung begriffenen Kern vorstellt. Wie nun schon im Allgemeinen der Kern einen Mittelpunkt für Protoplasmaansammlungen abgibt, so gilt dies noch viel mehr für den sich theilenden Kern; denn seine beiden Pole, die Spindelenden, verhalten sich wie 2 Attractionscentren, um welche sich das Protoplasma aus der Umgebung anhäuft. Die Richtungsspindel kommt daher auch bei Eiern mit gröberen Dotterkörnern alsbald in eine Menge von homogenem Protoplasma zu liegen, welches um die beiden Spindelenden radiär zu zwei Strahlenfiguren angeordnet ist und aus dem Bereich des Kerns die Dotterconcremente gleichsam herausgedrängt hat. Mit dem Kern resp. mit der Spindel geräth nun diese Protoplasmaansammlung an die Eioberfläche, an den animalen Pol, an welchem bald durch einen Knospungsprocess die beiden Richtungskörperchen oder Richtungszellen hervorsprossen.

Namentlich bei den Eiern der Mollusken lässt sich gut verfolgen, wie auf diese Weise erst während der Eireife eine Protoplasmaansammlung am animalen Pole entsteht (Fig. 15, Fig. 1 u. 2). In anderen Thierstämmen wird bei Untersuchung der Reifeerscheinungen an nahrungsdotterhaltigen Eiern in Zukunft noch besonders darauf zu achten sein, in wie weit die Bildung eines animalen Poles durch das Emporsteigen des Kerns und das Hervorknospen der Richtungskörper beeinflusst wird.

[1]) O. Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1875.

2) Als einen zweiten Factor, welcher auf eine schärfere Sonderung des Bildungs- und Nahrungsdotters hinwirkt, führte ich den Befruchtungsact an. Sowie nämlich der Samenfaden in das Ei eingedrungen ist und der Spermakern sich mit dem Eikern verbunden hat, wird der aus der Verschmelzung neu entstandene Furchungskern zu einem in Wirksamkeit tretenden Kraftcentrum in der Zelle, um welches sich in radiärer Richtung die Plasmatheilchen gesetzmässig anordnen. Es entsteht vorübergehend eine Sonnenfigur, deren Centrum der Kern ist.

In kleinen alecithalen Eiern — um die Balfour'sche Nomenclatur zu gebrauchen — äussert sich die vom central gelegenen Kern ausgehende Kraftwirkung in der gesammten Eisubstanz in dem Maasse, dass alle Plasmatheilchen vom Centrum bis zur Kugeloberfläche radiär gerichtet werden. In Folge dessen müssen auch die passiven Dotterkörnchen im Plasma sich zu radiären Reihen zusammendrängen. (Fig. 4.)

Bei den grösseren telolecithalen Eiern wird vom befruchteten Kern nur das in seiner Umgebung gelegene Dottermaterial beeinflusst. Da nun der Kern sich stets in der Nähe des animalen protoplasmareichern Poles befindet, bewirkt er hier, wenn er durch die Befruchtung in Wirksamkeit tritt, dass in seiner Umgebung sich das Protoplasma noch mehr concentrirt, und dass die Dotterkörner aus der animalen Eihälfte zurückweichen. So nimmt, wie ein Vergleich von Fig. 1 u. 2 lehrt, bei Cymbulia die Menge des Bildungsdotters nach der Befruchtung zu und zeigt gleichzeitig auch eine veränderte scheibenförmige Anordnung. Desgleichen ist es von den Eiern vieler Knochenfische bekannt, dass erst in Folge der Befruchtung eine deutlich wahrnehmbare Keimscheibe sich bildet und schärfer vom Nahrungsdotter absetzt.

Dadurch dass der Befruchtungsvorgang, wie die angeführten Beispiele beweisen, auf die reichlichere Ansammlung des Bildungsdotters am animalen Pol einwirkt, wird er gleichzeitig auch den Unterschied im specifischen Gewicht zwischen animaler und vegetativer Eihälfte steigern. So erkläre ich es mir, dass, wie allgemein angegeben wird, die befruchteten Froscheier sich energischer und rascher drehen als die unbefruchteten [1]). So beantworte ich

[1]) Roux brachte die Froscheier mit ihrer Hülle in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewicht, um sie schwimmend zu erhalten. Er wollte erkennen, ob der Umstand, dass die befruchteten Eier sich in ein bis fünf Minuten innerhalb der Gallerthülle umdrehen, während die unbefruchteten Eier ebenso vieler Stunden dazu

zugleich eine Frage, welche Rosenbach[1]) in der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur aufwarf bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich an den Vortrag von Born anknüpfte. „Da sich die Froscheier — äusserte Rosenbach — vor der Befruchtung, wenn auch viel langsamer als nach der Befruchtung drehen, so kann an den geschilderten Vorgängen nicht die Schwerkraft den alleinigen Antheil haben, sondern es müssen in Folge der Befruchtung noch andere Vorgänge eintreten, welche jene schnellere Drehung des Eies bewirken. Es kann dies entweder dadurch geschehen, dass Flüssigkeit durch die Gallerthülle in das Ei tritt, was wohl nicht wahrscheinlich ist, oder es muss das eintretende Spermatozoon gewisse vitale Vorgänge in dem Eie hervorrufen, welche uns noch unbekannt sind.“

Dass letztere Alternative die richtige ist und welcher Art die durch die Befruchtung hervorgerufenen vitalen Vorgänge sind, glaube ich hier klar gezeigt zu haben.

II. Abschnitt.

Ueber die Lage des befruchteten Kerns im thierischen Ei.

Die Lage des befruchteten Kerns ist im thierischen Ei, wie mir scheint, eine streng gesetzmässige und wird hauptsächlich durch zwei Factoren bestimmt, 1) durch die äussere Form, welche das Eimaterial angenommen hat und 2) durch die Art und Weise, wie Bildungsdotter und Nahrungsdotter in der Zelle vertheilt sind.

Fassen wir zunächst die kugelig geformten Eier in das Auge.

Bei Eiern des alecithalen Typus, welche, wie es bei den Echinodermen der Fall ist, weniger und gleichmässig vertheilten Dotter besitzen, stellt sich der Kern nach der Befruchtung genau in

---

benöthigen, in Verschiedenheiten des unbefruchteten und des befruchteten Eies beruhe. Es zeigte sich, dass jetzt befruchtete und unbefruchtete Eier sich beide innerhalb weniger Secunden drehten und fest einstellten. Es schien, dass die befruchteten Eier dabei noch ein wenig rascher, im Mittel etwa in sechs, die unbefruchteten im Mittel in zehn Secunden ihre feste Einstellung nach grösster Entfernung von der Gleichgewichtslage erreichten.

[1]) Verhandlungen der medic. Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Sitzung vom 4. April 1884 pag. 12.

das Centrum der Zelle und wird hier zum Mittelpunkt einer strahligen Anordnung des Protoplasma, welche sich bis an die Oberfläche des Eies ausdehnt. Im telolecithalen Typus dagegen nimmt der Kern niemals eine centrale Lage ein. Je mehr sich eine Sonderung in eine protoplasmareichere und in eine dotterreichere Eihälfte vollzieht, um so mehr giebt der Kern seine ursprüngliche centrale Stellung auf und wandert nach dem animalen Pole empor, also in entgegengesetzter Richtung vom Schwerpunkte, welcher an der Eiaxe nach abwärts steigt.

So findet man beim Froschei, wo die Sonderung noch weniger ausgesprochen ist, den Furchungskern stets oberhalb der Aequatorialebene, bei reifen Molluskeneiern wie bei Cymbulia liegt er ganz in der homogenen Protoplasmaansammlung des animalen Poles, bei meroblastischen Eiern hat man ihn in der Substanz der Keimscheibe, also gleichsam in der Rindenschicht der stark vergrösserten Eizelle aufzusuchen. Hier ist er in das Centrum der Scheibe wie bei den Eiern der Echinodermen in das Centrum der Kugel eingebettet.

Entsprechenden Verhältnissen begegnen wir bei oval geformten Eiern. Ist in ihnen der Nahrungsdotter gleichmässig vertheilt, so wird die Lage des Kerns durch den Mittelpunkt der die beiden Pole verbindenden Längsaxe bestimmt, wofür ich als Beispiel die Eier der Nematoden anführe. Dieses Lageverhältniss erfährt auch dann keine Aenderung, wenn der Dotter sich im Centrum ansammelt und nach aussen von einer gleichmässigen Rindenschicht homogenen Protoplasmas umhüllt wird. Auch dann bleibt der Kern im Centrum, im Nahrungsdotter, liegen, wahrscheinlich, weil keine Stelle der Rindenschicht vor der anderen durch eine reichlichere Ansammlung von Protoplasma bevorzugt ist. Die Folge ist: Eintretende Kerntheilung ohne anschliessende Zelltheilung. Dagegen wird sofort ein Lagewechsel des Kerns hervorgerufen, sowie sich der Dotter an einem Pole des ovalen Körpers concentrirt. Als Beispiel diene das Ei eines Anneliden, der Fabricia, welches in Haekels Gastraeatheorie [1]) beschrieben und abgebildet ist. Hier sehen wir den Kern auf der Längsaxe des Eies nach dem protoplasmareicheren Pole verschoben. Daher wird später die Furchung eine inaequale, in eine kleinere protoplasmatische und in eine grössere dotterreichere Zelle.

---

[1]) Haeckel, die Gastrula u. die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX.

In derartigen und ähnlichen Befunden offenbart sich uns nun ohne Zweifel ein gesetzmässiges Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma. Dasselbe glaube ich in wenigen Worten richtig zu bezeichnen, wenn ich sage: Der Kern, von welchem auf das Protoplasma Kraftwirkungen ausgehen, wie die strahlenförmige Anordnung der Plasmatheilchen um ihn lehrt, sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen.

III. Abschnitt.

Ueber das Gesetz, durch welches der Verlauf der ersten Furchungsebenen bestimmt wird.

Die im ersten und zweiten Abschnitt dargestellten Verhältnisse geben uns eine Grundlage ab für das Verständniss und die Beurtheilung der Zelltheilungen. Dieselben beginnen mit Veränderungen des Kerns. Während dieser ursprünglich ein einheitliches Kraftcentrum mit gesetzmässig bestimmter Lage vorstellt, bilden sich einige Zeit vor Beginn der Eitheilung zwei getrennte und einander entgegengesetzte Kraftcentra an ihm aus. Es geht der Kern zuerst in eine ovale, dann spindelige Gestalt über, wobei die Kraftcentra, um welche sich die Plasmatheilchen in 2 Strahlenfiguren anordnen, wie Eisenfeilspähne um die Spitzen eines Magneten, an die Pole des ovalen und die Spitzen des spindeligen Körpers zu liegen kommen.

Eine Linie, welche die beiden Kraftcentra verbindet, wollen wir als die Kernaxe bezeichnen. Sie ist wichtig, da durch sie auch die Lage der Theilungsebene bestimmt wird. Denn letztere muss erstere immer senkrecht und rechtwinklig schneiden. Es ist daher a priori richtiger, anstatt nach der Ursache für die Richtung der Theilungsebene nach der Ursache, von welcher die Stellung der Kernaxe abhängt, zu forschen, da diese die andere bedingt.

Für die Stellung der Kernaxe finde ich denselben Factor Ausschlag gebend, von welchem wir im 2ten Abschnitt schon die Lage des Furchungskerns beherrscht gesehen haben, nämlich die Form und das Massenverhältniss des im Ei gleichmässig oder ungleichmässig vertheilten Protoplasma. Ich formulire gleich den Satz, welchen ich durch Beispiele noch weiter zu erhärten haben werde, in folgender Weise:

An dem Furchungskern bilden sich die zwei vor jeder Theilung auftretenden Kraftcentra in der Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen der Zelle.

Zur Veranschaulichung und zum Beweis dieses Satzes wüsste ich kein besseres Beispiel anzuführen, als die höchst interessanten Erscheinungen, welche Auerbach[1]) an den Eiern zweier Nematoden, der Ascaris nigrovenosa und des Strongylus auricularis beobachtet hat.

Das Nematodenei hat eine ovale Gestalt, so dass zwei Pole an ihm zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine entgegengesetzte Rolle spielen. An dem einen Pole nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Richtungskörper und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterus-Ausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Spermatozoon statt, hier erscheint der Spermakern.

Beide Kerne wandern dann unter gleichmässiger Grössenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiaxe zusammenfällt, auf einander zu, treffen sich in der Mitte der Eiaxe, nachdem sie zu zwei ziemlich ansehnlichen Bläschen angewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsflächen ab. Die abgeplattete Berührungsfläche fällt anfänglich mit der Queraxe des Eies zusammen. Aber nur vorübergehend. Es erfolgt jetzt ein ausserordentlich interessantes Phänomen.

„Das Kernpaar fängt an — ich beschreibe hier mit Auerbachs eignen Worten — sich zu drehen, und zwar um eine Achse, welche, die Berührungsfläche halbirend, auf der Längsachse des Eies senkrecht und im comprimirten Ei auch auf dem Objectglase immer senkrecht steht. Die anfänglich quer liegende Berührungsfläche bildet successive einen immer kleineren Winkel mit der Längsaxe des Eies. Nach ungefähr 12 Minuten beträgt dieser Winkel 45 Grad und nach einem etwa ebenso grossen Intervall befindet sich die Berührungsstätte in der Längsaxe des Eies. Damit hat diese rotatorische Bewegung, welche eine ganz constante Erscheinung ist, ihr Ende erreicht. Die Richtung, in welcher die Drehung unter dem Mikroskope erfolgt, ist verschieden, bald im Sinne eines Uhrzeigers, bald im entgegengesetzten“.

---

[1]) L. Auerbach, Organologische Studien. Zweites Heft. Zur Characteristik u. Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

Gleich nach vollendeter Drehung strecken sich die conjugirten Kerne in der Weise, dass die Kernaxe in der Abplattungs- und Verschmelzungsfläche liegt. Dabei erscheinen mit zunehmender Deutlichkeit an den Polen der Kernaxe, welche die Attractionscentren sind, zwei Strahlenfiguren im Protoplasma. Wenn dann später die Theilung erfolgt, so schneidet die Theilungsebene rechtwinklig die Kernaxe, welche zugleich in der Richtung der Eiaxe liegt.

Was hat die Rotationsbewegung des Kernpaares zu bedeuten? Für dieselbe bietet sich nach meiner Meinung nur in folgender Weise eine befriedigende und erschöpfende Erklärung. Von der Substanz der conjugirten Kerne ist je die Hälfte für einen Tochterkern bestimmt, was nach den schönen Untersuchungen van Beneden's [1]) sich sogar bis in Einzelheiten verfolgen läst. Dies ist nur möglich, wenn das Kernpaar halbirt wird durch eine Ebene, welche ihre Berührungsfläche rechtwinklig schneidet. Folglich müssen sich an zwei opponirten Puncten der letzteren die Attractionscentren entwickeln. Nun trifft ursprünglich die Berührungsfläche des männlichen mit derjenigen des weiblichen Kerns in einer Querebene des Eies zusammen, da beide von den Eipolen aus in gerader Richtung sich entgegen gewandert sind. Folglich müssten auch die Attractionscentren des sich theilenden Kerns in die Querebene zu liegen kommen und hieraus würde sich wieder ergeben, dass auch die erste Theilungsebene das Ei der Länge nach halbiren müsste. Es würde bei dieser Stellung der Kernaxe die Durchfurchung mit der grössten Arbeit verbunden sein, da in unmittelbarer Nähe der Attractionscentren nur die kleinsten Protoplasmamengen gelegen, dagegen die an den Polen befindlichen Hauptmassen der Wirkungsphäre des Kerns mehr entrückt wären.

Ein derartiges für die Theilung denkbar ungünstiges Verhältniss wird nun dadurch abgeändert, dass nach unserer Theorie dem Protoplasma und Kern, indem sie wechselseitig auf einander einwirken, die Fähigkeit zukommt, ihr Lageverhältniss zu reguliren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des copulirten Kernpaares, welche eine für die Theilung durchaus unzweckmässige ist, ändert sich, sowie sich an ihm die 2 Attractionscentra ausbilden. Dieselben werden durch Rotation so eingestellt, dass sie in der Richtung der grössten Protoplasma-

---

[1]) Van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeffécondation et division cellulaire. 1883.

ansammlungen zu liegen kommen, wodurch die Kernaxe mit der Eiaxe zusammenfällt. Daher die Nothwendigkeit des von Auerbach entdeckten interessanten Rotationsphänomens. Durch dasselbe geräth die grösste Ansammlung des Protoplasma in die Nähe der beiden Wirkungssphären des Kerns, während sich in der Gegend der Theilungsebene die geringste Menge desselben befindet.

Bei ungleichartiger Vertheilung des Protoplasma und Nahrungsdotters im ovalen Eikörper, wie ich ihn oben von Fabricia beschrieben habe, ist die Kernspindel excentrisch gelagert und dem protoplasmatischen Pole genähert. In Folge dessen entstehen zwei ungleich grosse Theilproducte.

Sehen wir nun, ob dieses Princip auch in anderen Fällen den Ausschlag giebt, indem wir die Eier mit äqualer, mit inäqualer und partieller Furchung der Reihe nach untersuchen.

In kugligen Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dottermaterial und central gelagertem Kern verhalten sich alle Durchmesser gleichwerthig und würde sich daher die Kernaxe auch in jeden beliebigen Durchmesser einstellen können. Doch muss ich hier die neue Möglichkeit noch zugeben, dass die Austrittsstelle der Richtungskörper die Bildung der ersten Theilungsebene beeinflusst. Bei den Echiniden ist dies schwer festzustellen, da die Richtungskörper schon im Ovarium gebildet und bald ganz abgestossen werden. Jedenfalls aber tritt nach vollzogener Zweitheilung eine Beschränkung in den möglichen Kernstellungen ein. Weil jetzt die Theilungsproducte Halbkugeln sind und als solche kürzere und längere Durchmesser besitzen, kann die Kernaxe nur in einen der letzteren zu liegen kommen. Niemals sehen wir, dass sich der Kern mit seiner Axe senkrecht zu der planen Fläche der Halbkugel streckt, und dass die zweite Theilungsebene der ersten parallel verläuft. Ein solches Furchungsschema findet sich nirgends realisirt. Stets lagert die Kernachse horizontal zur Grundfläche der Halbkugel in einem der vielen hier möglichen Längsdurchmesser. Die zweite Theilungsebene muss daher mit Nothwendigkeit die erste rechtwinkelig schneiden. Die Theilungsstücke müssen Quadranten sein.

In den vier Quadranten endlich ist den Kernen nur eine einzige mögliche Stellung in der Richtung des einzigen Längsdurchmessers der Zelle gerade so wie in den ovalen Eiern der Nematoden angewiesen. Die im dritten Cyclus gebildeten Theilungsebenen müssen daher rechtwinklig die zwei zuerst entstandenen schneiden.

So erfolgen nach unserem Princip die einzelnen Theilungsstadien mit ihren verschiedenen so regelmässig zu einander angeordneten Ebenen aus einer inneren Nothwendigkeit ohne Zuhülfenahme von aussen einwirkender Kräfte.

Auch die Eier mit inäqualer und partieller Furchung setzen jetzt keine Schwierigkeiten einer Erklärung entgegen. Bei den inäqualen Eiern hat sich, wie oben gezeigt wurde, die active protoplasmatische Substanz, welche zugleich die specifisch leichtere ist, am animalen und oberen Pole sei es in Form einer Halbkugel oder einer Scheibe angesammelt und hat dadurch auch den Kern gezwungen, seine centrale mit einer excentrischen Lage zu vertauschen. Zwischen Kern und protoplasmatischer Scheibe findet dem Massenverhältniss entsprechend eine stärkere Wechselbeziehung statt als zwischen ihm und der im Dotter spärlicher vertheilten Plasmasubstanz. Die Stellung des Kerns, wenn er sich zur Theilung anschickt, wird daher durch die horizontal ausgebreitete Plasmascheibe bedingt. Die Kernaxe wird also jetzt nicht mehr wie bei den Eiern der Echinodermen jeden beliebigen Durchmesser der Eikugel einnehmen können, sondern sich dem animalen Pole genähert horizontal stellen. In der Horizontalebene selbst aber kann sie, wenn die Protoplasmaansammlung einer kreisrunden Scheibe entspricht, nach einem der vielen möglichen Längsdurchmesser orientirt sein. Die erste Theilungsebene kann jetzt einzig und allein eine verticale, vom animalen nach dem vegetativen Pole gerichtete sein, wobei sie mit der geocentrischen Axe zusammenfällt.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln, die aber aus einem protoplasmareicheren und einem protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt sind. Dadurch ist die Kernachse in ihrer Stellung wieder fest bestimmt. Sie muss mit der Längsaxe des protoplasmatischen Quadranten, mit welchem bei der Zelltheilung die stärkere Wechselbeziehung stattfindet, zusammenfallen, also wieder horizontal liegen. Die zweite Furchungsebene muss lothrecht stehen und die erste rechtwinkelig schneiden. Dadurch entstehen 4 durch verticale Theilungsebenen getrennte Furchungsstücke.

In einem Quadranten eines äqual sich furchenden Eies fällt die Axe des Kernes, wie wir früher gesehen haben, mit der Längsaxe des Quadranten bei der Theilung zusammen. Hieraus sowie aus dem Umstand, dass bei inäqualen Eiern die 4 Quadranten zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmatischen leichteren,

nach oben gerichteten und einen vegetativen, schwereren, nach abwärtsgekehrten, ergibt sich wieder eine genaue Orientirung der Kernaxe, sie ist der lothrechten parallel, der Kern liegt aber nicht wie bei äqualen Eiern im Mittelpunkt des Quadranten, sondern ist dem animalen Pole wegen seiner reicheren Protoplasmaansammlung genähert; die dritte Theilungsebene wird eine horizontale, fällt aber nicht mit dem Aequator der Eikugel zusammen, sondern ist nach dem animalen Pol mehr oder minder verschoben. So entsteht ein protoplasmareicheres aber kleineres und ein protoplasmaärmeres aber grösseres Theilproduct.

Auf die Verhältnisse der partiellen Furchung näher einzugehen dürfte überflüssig sein, da sie sich in der eben entwickelten Weise gleichfalls erklären lassen, wie denn die partielle Furchung auch nur eine weitere durch grössere Dotteransammlung und Sonderung veranlasste Modification der inäqualen Furchung vorstellt.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch einige Worte über die Orientirung der Furchungsebenen im Raume, welche sich nach dem Vorausgeschickten jetzt von selbst ergibt. Während bei den alecithalen Eiern die Furchungsebenen im Raume die verschiedensten Lagen einnehmen können, wie mein Versuch mit den Seeigeleiern gelehrt hat, gewinnen sie im telolecithalen Typus mit der Entstehung einer geocentrischen Axe eine genaue Orientirung in der Weise, dass die 2 ersten Furchen vertical verlaufen, die dritte Furche horizontal. Die Einstellung in der lothrechten und horizontalen wird um so genauer sein müssen, je mehr sich der Gegensatz zwischen animalem leichterem und vegetativem schwererem Pole ausgeprägt hat. Diese gesetzmässige Orientirung der Furchungsebenen, welche man einer directen Wirkung der Schwerkraft auf die Zelltheilung zugeschrieben hat, erklärt sich jetzt in einfachster Weise daraus, dass im telolecithalen Typus die active Protoplasmasubstanz am animalen Pole scheibenförmig in horizontaler Richtung ausgebreitet ist und dass schon hierdurch die Stellung der Furchungsspindel und der ersten und der folgenden Theilungsebenen regulirt ist.

IV. Abschnitt.

Erklärung der von Pflüger beobachteten abnormen Furchungs-Erscheinungen.

Jetzt setzen auch die von Pflüger beobachteten abnormen Furchungserscheinungen einer Erklärung keine Schwierigkeiten mehr entgegen.

Wenn die Froscheier in Zwangslage gebracht und so verhindert werden, im Ganzen zu rotiren, um die ihrem Schwerpunct entsprechende Lage einzunehmen, dann werden sich, wie auch Rauber an Forelleneiern direct gesehen hat, im Inneren der Kugel Umlagerungen der verschiedenen Substanztheile von geringerer und grösserer specifischer Schwere vollziehen, damit wieder eine neue Gleichgewichtslage herbeigeführt werde. Der Kern mit der sich um ihn ansammelnden protoplasmatischen Substanz wird wegen seiner geringeren specifischen Schwere immer bestrebt sein nach der höchsten Stelle des Eies hinaufzurücken in ähnlicher Weise, wie am Hühnerei die Keimscheibe sich stets nach oben lagert.

Born hat diesen Vorgang an Froscheiern, die sich in Zwangslage befanden, direct beobachtet und constatirt, dass der Kern bei Eiern, die im Theilungsstadium stehend geschnitten wurden, meist unter der höchsten Stelle des Eies liegt. Doch weiche ich in der Erklärung insofern von ihm ab, als er für die Veränderungen nur den Kern wegen seiner geringeren specifischen Schwere verantwortlich macht, während nach meiner Meinung auch das Protoplasma dabei eine Rolle spielt und zwar in der Weise, dass zwischen ihm und dem Kern Wechselwirkungen stattfinden. Zum Beleg meiner Ansicht weise ich noch einmal darauf hin, dass an protoplasmatischen alecithalen Eiern der befruchtete Kern weit entfernt davon eine oberflächliche Lage einzunehmen, sogar nach dem Centrum der Zelle hinwandert und sich hier einstellt.

Bei dieser Erklärung könnte es auffallend erscheinen, dass sich die unter abnorme Bedingungen gebrachten Froscheier äusserlich so wenig verändern. Warum findet, kann man fragen, nicht auch eine andere Anordnung der pigmentirten Rindenschicht in der Weise statt, dass sie nach aufwärts steigt?

Auch hier muss ich auf den schon früher einmal erörterten Punkt aufmerksam machen, dass es sich in den Erscheinungen, welche Gegenstand dieses Aufsatzes bilden, nicht bloss um einfache mechanische Verhältnisse, um eine Anordnung verschieden

schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht handelt, sondern dass hierbei auch andere auf die Organisation einwirkende Factoren zu berücksichtigen sind. Wie ich schon in den vorhergehenden Capiteln den einen Punkt betont habe, dass zwar die Keimscheibe und überhaupt die animale Hälfte aller telolecithalen Eier der specifischen Schwere folgend sich nach oben richte, dass aber die Sonderung einer protoplasmareicheren leichteren von einer dotterreicheren schwereren Schicht von der Bildung der Richtungskörper und vom Befruchtungsact beeinflusst werden, so muss ich auch hier wieder darauf hinweisen, dass bei den in Zwangslage gebrachten Eiern die Umlagerung der Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht unter dem Einfluss der Befruchtung und der Zelltheilung vor sich geht.

Nach dem Befruchtungsact und während der Theilung ist eben der Kern ein Kraftcentrum, welches umordnend auf die Plasmatheile der weiteren und ferneren Umgebung einwirkt. Die Plasmasubstanzen sind daher zwischen den Dotterplättchen in Bewegung begriffen. Dies wird es begünstigen, dass Kern und benachbartes Protoplasma auch eine ihrer specifischen Schwere entsprechende Stellung dem Dotter gegenüber einnehmen, während entferntere Partieen des Eimateriales ihre ursprüngliche Anordnung mit grösserer Zähigkeit beibehalten.

Organische Processe so complicirter Natur bedürfen, um sich abspielen zu können, eines gewissen Zeitmaasses. Pflüger hat bei seinen Versuchen festgestellt, dass die Zeit, während welcher die Schwere in einer bestimmten Richtung auf den Zellinhalt einwirkt, auf das Endresultat von wesentlichster Bedeutung ist. Die Schwere wirkt nicht nur in den Momenten, wo sich die Zelltheilungen vollziehen, sondern sie beeinflusst continuirlich die Organisation, so dass die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat. Pflüger führt zum Beweis folgendes Beispiel an: Wenn man einige Minuten vor Eintritt der zweiten Furchung das Ei verlagert, so dass die Furchungsaxe jetzt irgend einen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft macht, so tritt die zweite Furchung genau so ein, als ob das Ei keine Veränderung seiner Lage erfahren hätte. Dann kann die Ebene der 2. Furchung jeden beliebigen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft machen. „Hieraus folgt, dass die Arbeit, welche die Schwere in der Zeit von 2 Stunden im Ei verrichtet hat, nicht mehr beseitigt werden kann, dadurch, dass man dieselbe

Kraft nach Ablauf der 2 Stunden im anderen Sinne auf kurze Zeit wirken lässt.“ Nach unserer Erklärung kann in der kurzen Zeit Kern und Protoplasma keine den veränderten Verhältnissen entsprechende neue Stellung gewinnen.

In derselben Weise erklärt sich auch der Versuch von Roux. Wenn man befruchtete Froscheier in einen langsam rotirenden Centrifugalapparat bringt, wodurch der Schwerpunkt derselben ständig verlagert wird, so bildet sich die erste Furchungsebene wie bei normal sich entwickelnden Eiern. Bei wechselnder Einwirkung der Schwere können die verschiedenen Eisubstanzen keine neue Anordnung eingehen, daher behalten sie die ursprüngliche bei und entwickeln sich dementsprechend. Wird dagegen der Centrifugalapparat so rasch rotirt, dass die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft aufgehoben und übercompensirt wird, dann stellen sich wie Roux und Rauber übereinstimmend gezeigt haben, die Eier mit dem vegetativen Pol centrifugal ein, d. h. bei continuirlicher Einwirkung der Centrifugalkraft haben die Eisubstanzen Zeit sich während der Entwicklung ihrer specifischen Schwere gemäss, der Dotter centrifugal, Protoplasma und Kern centripetal umzulagern.

Zum Beweis für die Richtigheit seiner Theorie, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Theilungsebene ausübe, führt Pflüger auch aus dem botanischen Gebiete Beobachtungen von Leitgeb[1]) und Sadebeck[2]) über die Entwicklung von Marsilia an. Wurden die Sporen derselben in eine Lage gebracht, dass ihre Längsaxe mit der Horizontalen zusammenfiel, so zeigte sich eine Einwirkung der Schwerkraft ganz deutlich in der Weise, dass die erste Scheidewand oder die Basalwand unter allen Umständen horizontal war, also auf der Richtung der Schwerkraft senkrecht stand. Dann entwickelte sich die Wurzel stets aus der Erdwärts gekehrten Hälfte.

Auf eine Erklärung dieser Erscheinung kann ich, da mir eigene Erfahrungen fehlen, nicht eingehen. Auf jeden Fall aber können wir aus den Angaben der Botaniker schliessen, dass wir es hier nur mit einem speciellen Fall indirecter Einwirkung der

---

[1]) Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathemat. naturw. Classe. Bd. LXXVII 1878.

[2]) Sadebeck, Handbuch der Botanik, herausgegeben von Schenk 1881 pag. 210. Die Originalabhandlung stammt aus dem Jahre 1879.

Schwerkraft, nicht mit einem allgemeinen Gesetz, demzufolge die Schwerkraft auf die Zelltheilung einwirkt, zu thun haben. So bemerkt Leitgeb, dass auch bei Aufhebung der Schwerkraft die Sporen von Marsilia sich theilen und dass dann horizontal fixirte Sporen bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe ihren Cotyledo nach verschiedenen Richtungen orientirt zeigen, gerade so wie in den von Roux an Froscheiern angestellten Versuchen. Nicht zu vergessen ist endlich die Stellung, welche Leitgeb selbst zu der uns hier beschäftigenden Frage in der ein Jahr später erschienenen Arbeit [1]) über Entwicklung der Farne einnimmt.

Einerseits opponirt er gegen zu weit gezogene Folgerungen Sadebecks hinsichtlich der Rolle, welche die Schwerkraft bei der Entwicklung der Farne spielen solle; andererseits sucht er durch genaues Studium der Polypodiaceen, einer Familie der Farne, den empirischen Beweis zu führen, „dass die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen nur durch seine Lage im Prothallium und Archegon bestimmt werde und von der Schwerkraft durchaus unabhängig sei.“ „Wenn nämlich das Prothallium mit seiner Längsaxe vertical steht, so liegen die beiden Theilungshälften des Embryo **über** einander, bei horizontaler Prothalliumlage aber **neben** einander.“ „Die mitgetheilten Beobachtungen“ heisst es weiter im Schlusspassus der Abhandlung von Leitgeb“, zeigen unwiderleglich, dass eine Beeinflussung der Organanlage am Embryo durch die Schwerkraft nicht stattfindet. Auch Sporenaussaaten, welche bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe und in gleicher Weise bei rascher Rotation gezogen wurden und die es bis zur Embryobildung gebracht hatten, ergaben keine anderen Resultate; in allen Fällen war die Lage der Organe gegen einander und in Bezug auf das Prothallium (und Archegon) durchaus normal.“

---

[1]) Leitgeb, Studien über Entwicklung der Farne. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissens. zu Wien. (Mathemat. naturw. Classe Bd. LXXX 1879.

V. Abschnitt.

Zusammenfassung der Resultate.

Wenn wir jetzt zum Schluss das zusammengestellte Beobachtungsmaterial vergleichend überblicken, dann müssen wir die Frage, welche für uns den Ausgangspunkt gebildet hat, welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen aus, in einem entgegengesetzten Sinne beantworten, als es von Pflüger und Rauber geschehen ist. — An sich übt die Schwerkraft keinen directen Einfluss auf die Theilung der Zellen aus. Ebenso wenig beherrscht sie nach einem allgemeineren noch unbekannten Gesetz die Organisation. Die erste Theilungsebene kann bei den äqualen Eiern der Echiniden die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe zeigen; daher nimmt die Entwicklung der Froscheier, wie Roux gezeigt hat, ungehindert auch dann ihren Fortgang, wenn die localisirte Wirkung der Schwere durch die langsame Umdrehung der Eier aufgehoben wird.

Bei gleichmässiger Beschaffenheit der Zellsubstanz sucht der Kern eine centrale Lage einzunehmen; setzt sich dagegen die Zelle aus einer dotterreicheren und einer protoplasmareicheren Partie zusammen, so ändert der Kern insofern seine Stellung als er mehr in das Bereich der protoplasmareicheren Partie rückt.

Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen hängt in erster Linie von der Organisation der Zellen selbst ab; sie wird direct bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns. Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers.

So kann in einer Protoplasmakugel, wenn sie sich zur Theilung anschickt, die Axe des central gelagerten Kerns in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in den längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernaxe parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Aus diesen in der Organisation der Zelle selbst gegebenen Factoren allein lässt sich die Richtung und gesetzmässige Auf-

einanderfolge der ersten Furchungsebenen bei sich theilenden Eiern bestimmen.

In vielen Fällen übt hierbei die Schwere einen indirecten Einfluss auf die Orientirung der Furchungsebenen im Raum aus, nämlich überall da, wo sich in einer Zelle Substanzen von verschiedener specifischer Schwere von einander gesondert und in einer schwereren und leichteren Schicht über einander angeordnet haben. Bei vielen Eiern wird eine derartige Anordnung bei der Reife, in Folge der Bildung der Richtungskörper und in Folge des Befruchtungsprocesses, herbeigeführt. Das Ei erhält dann eine bestimmte Axe mit animalem und vegetativem Pole, eine Axe, welche durch die Schwere lothrecht gerichtet werden muss. Dadurch aber muss auch die erste Furchungsebene nothwendiger Weise lothrecht stehen. Denn bei den geocentrisch differenzirten Eiern ist die leichtere protoplasmatische Substanz als Halbkugel oder Scheibe am animalen Pole der Eiaxe angehäuft und liegt horizontal ausgebreitet der Dotterhälfte auf. In der horizontalen Keimscheibe aber muss nach dem oben formulirten Gesetz auch die Kernaxe sich horizontal einstellen, die Furchungsebene daher eine verticale werden. In allen diesen Fällen wirkt die Schwerkraft nur insofern und gleichsam indirect ein, als bei Eiern mit animalem und vegetativem Pole die Eiaxe unter ihrem Einfluss lothrecht gerichtet wird.

Ferner findet bei polar differenzirten Eiern, wenn sie in eine von der Norm abweichende Zwangslage gebracht werden, unter dem Einfluss der Schwere, sowie unter dem Einfluss der bei der Befruchtung und Zelltheilung sich abspielenden inneren Vorgänge, eine theilweise Umlagerung der Substanzen von verschiedener Schwere und Dignität statt.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Ei von Cymbulia Peronii vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers mit Spindel. Copie aus Fol. Etudes sur le développement des Mollusques. Paris 1875. Taf. VIII. Fig. 1.

Fig. 2. Ei von Cymbulia Peronii mit befruchtetem Eikern. Copie nach Fol. l. c. Taf. VIII. Fig. 3.

Fig. 3. Ei von Cymbulia Peronii vor der Zweitheilung. Copie nach Fol. l. c. Fig. 5.

Fig. 4. Ei eines Seeigels mit befruchtetem Kern.

Fig. 5. Ei eines Seeigels auf dem Stadium vor der Zweitheilung.

Fig. 6. Ei von Fabricia. Copie nach Haeckel. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Taf. XXIV. Fig. 92. Jenaische Zeitschrift Bd. IX. 1875.

Fig. 7. Ei von Fabricia. Zweigetheilt nach Haeckel. l. c. Taf. XXIV. Fig. 93.

Fig. 8—11. Eier von Ascaris nigrovenosa im Moment der Befruchtung. Copie nach Auerbach. Organologische Studien. 2tes Heft.

Fig. 12. Centrolecithales Ei. Schema.

Fig. 13. Centrolecithales Ei mit Keimblastem.

Fig. 14. Ei der Tellerschnecke in Zweitheilung. Nach Rabl Entwicklung der Tellerschnecke. Taf. XXXII. Fig. 2. Morphol. Jahrbuch. Bd. V.

Fig. 15. Ei der Tellerschnecke in Bildung des zweiten Richtungskörpers begriffen. Nach Rabl l. c. Taf. XXXII. Fig. 1.

Fig. 16. Seeigeleier in Furchung.

Fig. 17. Aequales Ei vor der Viertheilung.

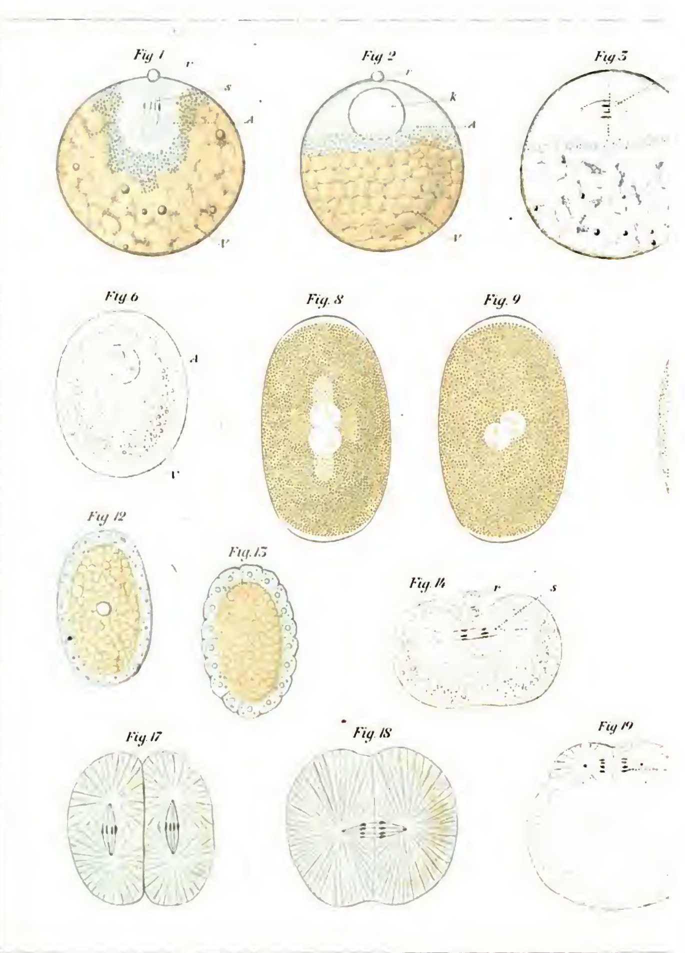
Fig. 18. Ei mit äqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 19. Meroblastisches Ei in Zweitheilung.

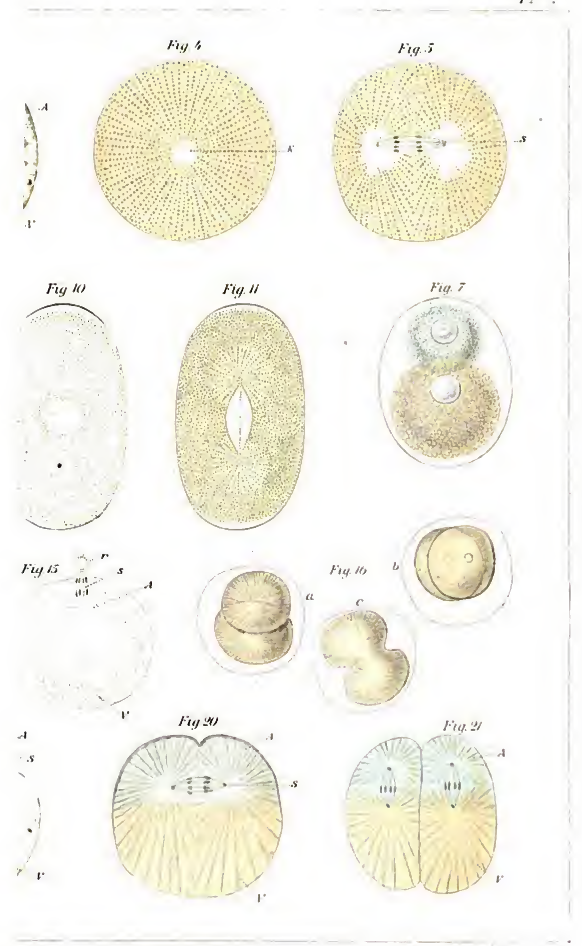
Fig. 20. Ei mit inäqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 21. Ei mit inaequaler Furchung vor der Achttheilung.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Verlag v. Gustav Fischer


Fig. 4
Fig. 5
Fig 10
Fig. 11
Fig. 7
Fig 15
Fig. 16
Fig 20
Fig. 21

Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig,
o. Professor der Anatomie an der Universität
Jena.

und

Dr. Richard Hertwig,
o. Professor der Zoologie an der Universität
Bonn.

Heft 2.

Welchen Einfluss
übt
die Schwerkraft
auf die
Theilung der Zellen?

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung.

Von

Dr. Oscar Hertwig,
o. ö. Professor der Anatomie und Director der anatomischen Anstalt der Universität Jena.

(Separat-Abdruck aus der Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XVIII. N. F. XI. Bd.)

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig,
o. Professor der Anatomie an der Universität
Jena.

und

Dr. Richard Hertwig,
o. Professor der Zoologie an der Universität
Bonn.

Heft 3.

Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies,
eine Theorie der Vererbung.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Das

Problem der Befruchtung

und

der Isotropie des Eies,

eine

Theorie der Vererbung.

Von

Dr. Oscar Hertwig,

o. ö. Professor der Anatomie und Director der anatomischen Anstalt
der Universität Jena.

(Separat-Abdruck aus der Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XVIII.
N. F. XI. Bd.)



Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1884.

Inhalt.

Als ich vor zehn Jahren an den Eiern der Echinodermen beobachtet hatte, dass bei der Befruchtung ein Samenfaden in das Ei eindringt und dass der Kopf desselben im Eiprotoplasma zu einem kleinen Kern wird, welcher allein dem Eikern entgegen wandert und mit ihm copulirt, drängte sich mir naturgemäss die Frage auf: was ist das Wesentliche beim Befruchtungsvorgang und welcher Stoff ist bei der Befruchtung der wirksame? In meiner Habilitationsschrift „zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies [1])" versuchte ich hierauf eine Antwort zu geben, indem ich in einer These die Theorie aufstellte: „Die Befruchtung beruht auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzirten Zellkernen."

Dieser Satz schliesst zweierlei Behauptungen in sich ein, 1. dass die Kernsubstanz und nicht das Protoplasma der befruchtende Stoff ist, und 2. dass die Kernsubstanz als ein geformter, organisirter Bestandtheil zur Wirkung kommt, dass mithin die Befruchtung ein morphologischer Vorgang ist, welcher der Beobachtung direct zugänglich ist. Da nun mit der Befruchtung die Übertragung der Eigenschaften des Vaters auf das aus dem Ei entstehende Thier nothwendig verknüpft ist, lässt sich aus der aufgestellten Theorie noch die weitere, nahe liegende Folgerung ziehen, dass die Kernsubstanzen zugleich die Träger der Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden [2]). So schliesst die Befruchtungstheorie in der von mir gegebenen Fassung, wenn sie weiter durchgeführt wird, auch noch eine Vererbungstheorie in sich ein.

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 1. 1875.

[2]) Wie nahe es liegt, den Befruchtungsstoff zugleich auch als

Meine Ansicht, an welcher ich nach wie vor festhalte, hat Anfangs auf manchen Widerstand gestossen, und nur vereinzelte Stimmen sind laut geworden, welche ihr beipflichteten oder unabhängig von ihr Ähnliches vortrugen, wie eine kurze historische Darstellung ergibt.

Zunächst ist hier daran zu erinnern, dass HAECKEL schon im Jahre 1866 in seiner generellen Morphologie [1]) aus Gründen, die bei dem ungenügenden Beobachtungsmaterial der damaligen Zeit sehr unbestimmter Natur sein mussten, den Satz ausgesprochen hat: „der innere Kern habe die Vererbung der erblichen Charactere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen."

„Für diese Auffassung", meinte HAECKEL „dürfte namentlich die bedeutende Rolle sprechen, welche der Kern allgemein bei der Fortpflanzung der Zellen spielt. Fast immer geht der Theilung des Plasma die Theilung des Zellenkerns vorher, und die beiden so entstandenen Kerne wirken nun als selbständige Attractionscentra, um welche sich die Substanz des Plasma sammelt. Das Plasma dagegen ist von grösserer Bedeutung für die Ernährung der Zelle. Ihm scheint bei der Zellenvermehrung eine mehr passive Rolle zugetheilt zu sein und seine Hauptaufgabe scheint in der Zuführung des Nahrungs-Materials zum Kerne und in der Vermittelung des Verkehrs der Zelle mit der Aussenwelt zu liegen. Wenn wir demgemäss das Plasma vorzugsweise als den nutritiven, den Nucleus dagegen vorzugsweise als den reproductiven Bestandtheil der Zelle ansehen können und wenn wir dazu den im fünften Buche nachgewiesenen Zusammenhang einerseits zwischen der Ernährung und Anpassung, andererseits zwischen der Fortpflanzung und Erblichkeit in Erwägung ziehen, so werden wir mit Recht den Kern der Zelle als das hauptsächliche Organ der

---

den Vererbungsstoff aufzufassen, geht daraus hervor, dass KEBER, welcher im Jahre 1853 das Eindringen der Samenfäden in das Ei auf Grund falscher Beobachtungen gelehrt hat, damals schon den Ausspruch that: „die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, materiell erklärt werden, weil in dem kindlichen Organismus nachweislich eine innige Vermischung der von beiden Eltern herstammenden Zellkerne stattgefunden hat." Ein kurzes Referat von KEBER's Arbeit „Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei" siehe in meiner Habilitationsschrift.

[1]) E. HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I Seite 288.

Vererbung, das Plasma als das hauptsächliche Organ der Anpassung betrachten können."

Eine nähere Begründung und Ausarbeitung konnte diese Hypothese zu einer Zeit, wo die Kenntniss vom Wesen des Zellkerns noch eine sehr oberflächliche war, nicht finden, auch schlug HAECKEL später selbst einen Weg ein, der ihn von seiner Hypothese abführte, indem er den Kern in der Eizelle sich auflösen und diese auf ein Monerulastadium zurücksinken liess, in dem Moment, wo der Kern als Vererbungsorgan seine Rolle bei der Fortpflanzung hätte bethätigen müssen.

Neuerdings hat SACHS[1]) eine der meinigen ähnliche Ansicht in seinem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie geäussert in folgenden kurzen auf Seite 943 und 945 enthaltenen Sätzen: „Die neuesten Untersuchungen von SCHMITZ, STRASBURGER, ZACHARIAS u. A. führen zu dem Resultat, dass der Befruchtungsstoff in der Kernsubstanz, dem Nuclein der männlichen Zelle, zu suchen sei" und später: „Was durch die Zoospermien in die Eizelle hineingetragen wird, ist das Nuclein; denn man darf glauben, dass die einzige Bedeutung der nicht aus Nuclein bestehenden Cilien eben nur die von Bewegungsorganen ist."

Endlich heisst es an einer dritten Stelle: „Als Hypothese kann man einstweilen die Annahme festhalten, dass das Nuclein der beiden Geschlechtszellen nicht von gleicher Beschaffenheit sei und dass das Nuclein der männlichen Zelle also doch etwas anderes in die Eizelle hineinträgt, als was dieselbe schon besitzt. In dieser unvollkommenen Form müssen wir einstweilen das hier kurz behandelte Problem liegen lassen."

Einen von dem meinigen mehr oder minder abweichenden Standpunkt hinsichtlich der Aufgabe, welche die verschiedenen Substanzen der Zelle bei der Befruchtung erfüllen, haben STRASBURGER, VAN BENEDEN, HENSEN u. A. eingenommen.

STRASBURGER[2]) beobachtete bei den Schwärmsporen von Acetabularia und in anderen ähnlichen Fällen, dass „die vorderen, farblosen Stellen und die andern sich entsprechenden Theile der Körper mit einander verschmelzen." Er erweiterte daher in seiner Schrift über Befruchtung und Zelltheilung die von mir ausgesprochene Ansicht: die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne, indem er noch hinzufügte, dass „eine

[1]) J. SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 943, 945.
[2]) E. STRASBURGER, Über Befruchtung und Zelltheilung. 1878. Seite 75—77.

Copulation auch zwischen den übrigen gleichwerthigen Bestandtheilen der Spermatozoen und des Eies vor sich gehe." Nach STRASBURGER's Befruchtungstheorie, welche er für das ganze organische Reich aufstellt, sind es „die gleichwerthigen Theile beider Zellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen."

In einer späteren Schrift hat STRASBURGER [1]) seine Ansichten ein wenig modificirt, insofern er jetzt der Thatsache mehr Rechnung trägt, dass bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere die Reduction des Zellplasma sehr weit geht und der Kern schliesslich fast allein nur übrig bleibt. Zwar hält er auch für diese Fälle seine oben referirte Befruchtungstheorie, weil sie so klare Stützen bei vielen Algen finde, noch aufrecht, aber er legt „der Reduction des Protoplasma und der Verstärkung des Zellkerns, wie sie bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere erfolgt sei, eine tiefere Bedeutung bei." Er lässt die Kerne in Beziehung zur Bildung der Eiweissstoffe stehen. Da nur auf letzteren die Existenz der Organismen basire, so findet er es begreiflich, dass „es auf die Stärkung des Zellkerns bei der Befruchtung vornehmlich ankommen könne."

Ebensowenig wie STRASBURGER kann sich VAN BENEDEN [2]) entschliessen, das Nuclein als die allein befruchtende Substanz anzuerkennen, obwohl er demselben die Hauptrolle zuertheilt.

„Il est certain", heisst es an einer Stelle seines kürzlich über Ascaris megalocephala erschienenen Buches, „que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique."

An einer zweiten Stelle sagt v. BENEDEN: „La fécondation implique essentiellement une substitution, c'est à dire, le remplacement d'une partie de la vesicule germinative par des éléments nucléaires provenant du zoosperme, et peut-être aussi d'une portion du protoplasme ovulaire par du protoplasme spermatique."

HENSEN [3]) endlich legt zwar ebenfalls auf die Kernverschmelzung das Hauptgewicht, meint aber, dass jedenfalls neben der

[1]) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882, pag. 250—252.

[2]) E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883, pag. 397—404.

[3]) HERMANN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. HENSEN, Physiologie der Zeugung pag. 127.

Kernmasse des Zoosperms auch protoplasmatische Substanz in das Ei eingehe, was zu vernachlässigen kein Grund vorliege."

Auch noch in anderen Beziehungen herrschen bedeutsame Meinungsverschiedenheiten. Wie ich später noch im Einzelnen zeigen werde, wird darüber gestritten, ob die befruchtende Substanz nur in organisirtem oder auch in gelöstem Zustand zur Wirkung komme, ob die Befruchtung ein rein physiologischer oder zugleich auch ein morphologischer Vorgang sei. Ferner ist die Frage, welche Rolle die Kernsubstanz bei der Vererbung spiele, kaum ernstlich berührt worden.

Es erscheint mir daher bei dem Zuwachs, welchen unsere Kenntniss von der Zelle und dem Kern im letzten Jahrzehnt erfahren hat, als eine zeitgemässe und lohnende Aufgabe, das Problem der Befruchtung und Vererbung einer eingehenden kritischen Erörterung zu unterwerfen. Hierbei will ich die Gründe auseinandersetzen, welche mich jetzt mehr wie früher an der vor 10 Jahren aufgestellten Befruchtungstheorie festhalten lassen; zugleich werde ich auch die Theorie nach den verschiedenen Richtungen hin noch weiter auszubauen versuchen.

Das vorliegende Problem gliedert sich in drei Theile, welche in drei Capiteln besprochen werden sollen.

Im ersten Capitel ist der Nachweis zu führen, dass die Kernsubstanz allein der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklung anregt. Im zweiten Capitel werde ich die verschiedenen und zahlreichen Gründe zusammenstellen, welche sich dafür geltend machen lassen, dass der befruchtende Stoff oder die Kernsubstanz zugleich auch der Träger der Eigenschaften ist, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden. Im dritten Capitel wird sodann auf Grund der im ersten und zweiten Abschnitt gewonnenen Erfahrungen auf das Verhältniss einzugehen sein, in welchem Protoplasma und Kern der Zelle zu einander stehen.

Erstes Capitel.

Die Kernsubstanz ist der Befruchtungsstoff.

Es soll der Satz bewiesen werden, dass:

„die Kernsubstanz der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklungsprocesse erregt."

Hierfür spricht meiner Meinung nach: 1. der ganze Verlauf

des Befruchtungsprocesses selbst, 2. die Modification, welche der Vorgang bei solchen Eiern erleidet, die vor beendeter Reife, das heisst, vor oder während der Bildung der Richtungskörper, befruchtet werden, 3. die Thatsache, dass häufig die embryonale Entwicklung sich in ihren Anfangsstadien nur in einer Vervielfältigung des Kerns äussert.

1. Was den ersten Punct anbetrifft, so ist gleich hervorzuheben, dass sich die Befruchtung überall im Thierreich in wesentlich derselben Weise vollzieht.

Ein Samenfaden dringt in die Oberfläche des Dotters ein, hier bildet sich sein Kopf in ein kugeliges Kernchen um, das allmählich durch Aufnahme von Kernsaft etwas anschwillt und sich vom contractilen Faden ablöst. Wie nun früher der Samenfaden das Ei aufgesucht hat, so wandert jetzt der Spermakern in gerader Richtung dem Eikern entgegen, welcher sich gleichfalls, wenn auch viel langsamer, in Bewegung setzt. Beide Kerne, durch den Dotter einander entgegen strebend, treffen sich nach einiger Zeit, legen sich fest zusammen, platten sich mit den Berührungsflächen gegenseitig ab und verschmelzen nach einiger Zeit zu dem Keimkern.

Die unmittelbare Folge hiervon ist gewöhnlich der sofortige Eintritt der embryonalen Theilung. Auch diese beginnt wieder mit Veränderungen des Keimkerns, an welche sich dann erst in zweiter Linie Veränderungen des Protoplasma anschliessen.

Eine Analyse dieses Vorganges lehrt auf das Unzweideutigste, dass das Eindringen eines Samenfadens in das Ei an sich zur Befruchtung noch nicht genügt, sondern gleichsam nur die Einleitung oder der erste Schritt zu derselben ist. Die Verschmelzung der Substanz eines Spermatozoon mit der Eirinde ist nicht im Stande, auch nur irgend einen Entwicklungsprocess anzuregen; stets ist für das Zustandekommen der Befruchtung eine Reihe von Erscheinungen unerlässlich, welche sich im Innern des Dotters zwischen dem nucleinhaltigen Theil oder dem Kopf des Samenfadens und dem Eikern vollziehen. Unterbleibt die Kernverschmelzung aus irgend einer störenden Ursache, so unterbleibt nothwendiger Weise auch die Eifurchung.

Lehrreich ist hierfür eine Beobachtung, welche uns AUERBACH [1]) in seinen organologischen Studien mittheilt. Bei Ascaris nigrovenosa konnte er einmal beobachten, „dass die beiden Kerne

[1]) LEOP. AUERBACH, Organologische Studien. Heft II, pag. 217.

einander verfehlten. Sie drangen, von seitlich verschobenen Anfangspunkten ausgehend, gegen die Mittelgegend des Eies vor, zogen aber hier bei einander vorüber, ohne sich zu berühren, und jeder derselben drang bis weit hinein in die entgegengesetzte Eihälfte vor. Bald darauf starben die beiden Kerne ab, indem sie zackig und scharf contourirt wurden, womit die Weiterentwicklung des Eies definitiv sistirt war".

Das Eine ist also über allen Zweifel erhaben — worin mir übrigens auch alle Forscher, welche den Vorgang genauer verfolgt haben, zustimmen werden — dass die Kernsubstanz ein Befruchtungsstoff ist. Nur frägt sich jetzt, ob ausser ihr auch noch dem Protoplasma eine solche Bedeutung zuzuerkennen ist.

Hier liegt nun der Sachverhalt so, dass, wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, wir von der Geissel, welche wohl schliesslich mit dem Dotter verschmilzt, auch nicht irgendwelche wahrnehmbare Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sehen. Wenn wir uns bei unseren Deutungen allein an das Wahrnehmbare halten wollen, so können wir mit Recht nur das Eine sagen, dass die Geissel ein Bewegungsorgan ist und die Aufgabe hat, den Spermakern mit dem Ei in Berührung zu bringen. Die Annahme dagegen, dass die Geissel zugleich auch ein Befruchtungsstoff ist, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein.

Noch mehr offenbart sich die befruchtende Wirkung des Kerns in den Fällen, wo die Samenfäden in die Eizellen vor Abschluss ihrer vollständigen Reife eindringen, wie bei den Nematoden, Hirudineen, den Mollusken und anderen. Am Klarsten zeigen dies wohl die Nematoden, über welche die schönen Untersuchungen von van Beneden [1]) und Nussbaum [2]) handeln. Hier bleiben die grossen Samenkörper, welche die Gestalt einer Spitzkugel haben, längere Zeit nach ihrem Eindringen ganz unverändert in ihrer ursprünglichen Gestalt in der Eirinde liegen. Trotz ihres Eindringens kann der embryonale Entwicklungsprocess noch nicht beginnen, weil der Eikern, mit dem der Spermakern verschmelzen muss, noch nicht gebildet ist. Dies geschieht erst nach dem Hervorknospen der Richtungskörper; alsdann geht auch der eingedrungene Samenkörper als solcher zu Grunde, der Spermakern setzt sich in Be-

[1]) E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

[2]) Moritz Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Archiv für mikroskopische Anatomie 1884.

wegung, die Kernverschmelzung erfolgt, die embryonale Entwicklung beginnt.

Mit Recht unterscheidet daher VAN BENEDEN[1]) das Eindringen des Samenfadens als einen besonderen Act von der eigentlichen Befruchtung; er findet diesen Act in mancher Hinsicht vergleichbar der Einführung des Samens in die Geschlechtsorgane eines Weibchens und er wendet demgemäss, um die Einführung des männlichen Elements in den Körper des Eies zu bezeichnen, das Wort „Copulation der Geschlechtsproducte“ an. Es copuliren also zwei vollständige Zellen mit einander, aber nur die Kerntheile befruchten, indem sie den Entwicklungsprocess anregen.

Hierfür sprechen drittens noch die Erscheinungen, welche wir bei den Eiern vieler Arthropoden beobachten. Im ersten Abschnitt der embryonalen Entwicklung theilt sich allein der Keimkern successive in eine grosse Zahl von Tochterkernen, während der Dotter relativ unverändert und ungetheilt bleibt. Die Befruchtung hat hier zunächst nichts anderes bewirkt als eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Individualisirung oder Zerlegung derselben in zahlreiche Centren.

Es lassen sich noch andere Gesichtspuncte für die These, welche wir an die Spitze des ersten Capitels gestellt haben, geltend machen; dieselben finden aber besser ihre Besprechung im folgenden zweiten Abschnitt.

Zweites Capitel.

Die befruchtende Substanz ist zugleich auch Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden.

Um die vorstehende Behauptung näher zu begründen, gehen wir am besten von dem auf Erfahrung beruhenden Satz aus: Alle auf geschlechtlichem Weg erzeugten Organismen ähneln im Allgemeinen beiden Eltern gleich viel, indem sie von Beiden Eigenschaften geerbt haben. Wir dürfen, wie es von Seiten NÄGELI's[2]) geschehen ist, aus dieser Thatsache schliessen, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer

[1]) E. v. BENEDEN loco cit. pag. 138—39.

[2]) C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884, pag. 109.

Theilchen empfangen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind. „Spermatozoon und Ei muss man sich", um mit PFLÜGER[1]) zu reden, „nothwendiger Weise als zwei im Wesentlichen gleichartige, eine neue Einheit zeugende Potenzen denken."

Wir wollen jetzt sehen, wie sich zu dieser theoretischen Annahme einer Aequivalenz der wirksamen Keimstoffe die Thatsachen stellen.

Nur bei den allerniedrigsten Organismen gleichen sich die beiderlei Geschlechtszellen, wie die schwärmenden Gameten von Acetabularia, indem sie in ihrer Gestalt und in ihrer Grösse übereinstimmen. Sie liefern die Fälle, auf welche STRASBURGER seine Befruchtungstheorie, dass sich Kern mit Kern, Protoplasma mit Protoplasma vereinige, gegründet hat.

Von diesen wenigen Fällen abgesehen, lehrt uns ein Überblick über das Organismenreich, dass die copulirenden Geschlechtszellen einander ausserordentlich ungleichwerthig an Grösse, Gestalt und chemischer Zusammensetzung sein können und dass im Allgemeinen diese Ungleichwerthigkeit von den niederen zu den höheren Organismen zunimmt. Es werden schliesslich die Samenfäden von einer ganz ausserordentlichen Kleinheit im Verhältniss zu den grossen Eiern, so dass sie in besonders extremen Fällen kaum den hundert Millionsten Theil der letzteren oder sogar noch viel weniger ausmachen.

Wir sehen somit, dass zwei an Masse ganz verschiedene Elemente die gleiche Vererbungspotenz besitzen. Es frägt sich, wie ist diese Thatsache mit dem Satz, der den Ausgangspunct unserer Erörterung bildet, in Einklang zu bringen.

Hier können zwei Hypothesen aufgestellt werden. (Siehe auch NÄGELI loco cit.) Entweder müssen wir annehmen, dass der männliche Keimstoff in demselben Maasse, als er an Quantität geringer ist, eine grössere Wirksamkeit als der weibliche Keimstoff hat, oder wir müssen zu der zweiten Hypothese greifen, dass die Geschlechtszellen aus verschiedenen Stoffen bestehen, von welchen die einen in Bezug auf die Vererbung wirksam, die anderen unwirksam sind, und dass die bedeutende Grössenzunahme der Eier auf Ansammlung unwirksamer Theile beruht.

Die erste Alternative können wir gleich fallen lassen, da sie Unterschiede in der Wirksamkeit gleichwerthiger Substanzen vor-

---

[1]) PFLÜGER, Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung pag. 563.

aussetzt, wie sie im organischen Leben sonst nicht vorkommen, und so werden wir denn die zweite Annahme näher zu prüfen und zu dem Zwecke mit einer Analyse der Geschlechtsproducte zu beginnen haben.

Eier und Samenfäden bestehen in der That aus verschiedenen morphologischen und chemischen Theilen. Beiden gemeinsam sind Kernstoff und Protoplasma; dazu gesellen sich beim Ei noch eine Summe in das Protoplasma eingelagerter Stoffe, die als Körnchen, Kügelchen, Plättchen oder Schollen erkennbar entweder aus Fett oder Eiweiss oder einem Gemenge beider bestehen. Auf der Anwesenheit letzterer beruht hauptsächlich die bedeutende Grössenzunahme der Eizelle. Über sie wird eine Meinungsverschiedenheit nicht existiren und man wird allgemein zugeben, dass sie zu den unwirksamen Keimstoffen zu rechnen sind, welche erbliche Eigenschaften nicht übertragen können.

Das Vorkommen solcher Dotterbestandtheile in dem Ei, ihr Fehlen in dem Spermatozoon erklärt sich daraus, dass sich im Organismenreich die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen von gleichen Ausgangspunkten aus nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt haben. Die Eizellen haben ihre Beweglichkeit eingebüsst und an Grösse zugenommen, indem sich in ihrem Protoplasma Reservestoffe, die später beim Eintritt der Entwicklungsprocesse aufgebraucht werden sollen, abgelagert haben. Die Spermazellen dagegen sind, um den Copulationsact zu ermöglichen, beweglich und klein, weil frei von allen Reservestoffen, geblieben. Die einen sind umgebildet in Anpassung an die Ernährung des nach der Befruchtung sich entwickelnden Embryo, die anderen im Interesse der zu vollziehenden Befruchtung.

Wenn wir nun aber auch von dem Nährmaterial ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwerthig hinsichtlich der Menge ihrer übrigen Bestandtheile. Denn schon die protoplasmatische Substanz einer grossen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse ausserordentlich viel mehr als die Gesammtsubstanz eines Spermatozoon. NÄGELI[1]) unterscheidet daher zwei verschiedene Arten von Protoplasma, eine Art, welche in gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in grossen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprocesse abspielen. Die

---

[1]) C. v. NÄGELI loco cit. pag. 20—30.

erstere bezeichnet er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Die Nothwendigkeit, diese beiden Substanzen zu unterscheiden, begründet Nägeli in folgender Weise:

„Idioplasma und gewöhnliches Plasma" — sagt er — „habe ich als verschieden angegeben, weil mir dies der einfachste und natürlichste Weg scheint, um die ungleichen Beziehungen der Plasmasubstanzen zu den erblichen Anlagen zu begreifen, wie sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung deutlich werden. An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen grösseren Antheil an erblichen Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die specifische Eigenthümlichkeit des Idioplasma in der Anordnung und Beschaffenheit der Micelle, so lässt sich eine gleich grosse Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleichviel Idioplasma enthalten ist, und der überwiegende Erbschaftsantheil, der bald von der Mutter, bald vom Vater herstammen soll, muss dadurch erklärt werden, dass bald in der unbefruchteten Eizelle, bald in den mit derselben sich vereinigenden Spermatozoiden eine grössere Menge von Idioplasma sich befindet. Bestehen die Spermatozoiden bloss aus Idioplasma, so enthalten die nicht befruchteten Eizellen bis auf 999 Promille nicht idioplasmatisches Stereoplasma."

Idioplasma und gewöhnliches Plasma sind für Nägeli nur aus theoretischen Speculationen gewonnene Begriffe. Er lässt es dahin gestellt, ob dieselben sich auf bestimmte mit dem Mikroskop unterscheidbare Substanzen anwenden lassen. Ich werde gleich zeigen, dass dies der Fall ist, und zwar, dass die Kerne der Sexualproducte den Anforderungen, welche die Nägeli'sche Hypothese stellt, vollkommen genügen.

Die kleine Verdickung, welche als Kopf des Samenfadens bezeichnet wird, besteht, worin jetzt wohl alle Forscher einer Meinung sind, aus einer ziemlich consistenten Substanz, welche nicht nur die characteristischen Kernreactionen darbietet, sondern auch, wie Flemming neuerdings bewiesen hat, sich aus dem Kern der Samenmutterzelle ableitet.

Desgleichen sind alle reifen Eier mit einem Kern versehen, welcher von dem Kern des unreifen Eies oder dem Keimbläschen

verschieden und von einer sehr geringen Grösse ist. Dass ein solcher stets vorhanden ist und dass von der Eizelle überhaupt niemals ein kernloser Zustand durchlaufen wird, habe ich [1]) an den Eiern von Nephelis, Asteracanthion und anderen Objecten zu beweisen gesucht, nachdem ich dafür schon vorher in meiner Habilitationsschrift: Über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, eingetreten war.

Trotzdem die Eier im Thierreich an Volum so ausserordentlich variiren und an Reichthum des Protoplasma und des Dotters im höchsten Maasse schwanken, erscheint der Eikern doch überall von ziemlich gleicher Grösse und hat bei einem mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbaren Ei nur wenig geringere Durchmesser, als zum Beispiel in einem reifen Froschei, in welchem er von mir an feinen Durchschnitten bei sorgfältiger Durchmusterung mit starken Vergrösserungen als winziges Bläschen entdeckt worden ist [2]).

Im Vergleich zum kernhaltigen Theil des Spermatozoon ist zwar der Eikern etwas grösser, enthält aber trotzdem wohl nicht viel mehr feste Kernsubstanz, weil seine Masse durch einen grösseren Gehalt an Kernsaft eine geringere Consistenz darbietet. Es wird dies durch Erscheinungen bewiesen, die sich bei der Befruchtung selbst abspielen.

Bei den meisten thierischen Eiern nämlich wächst nach dem Eindringen des Samenfadens der ursprünglich kleine Spermakern, während er zu dem weiblichen Kern hinwandert, zu derselben Grösse wie dieser an, wahrscheinlich durch Aufnahme von Kernsaft, so dass schliesslich beide vor ihrer Verschmelzung einander vollständig gleichwerthig sind. Das beobachten wir bei Würmern (Nematoden, Hirudineen, Chaetognathen) bei allen Mollusken und bei Wirbelthieren (Säugethieren und Amphibien).

In seltneren Fällen sind die beiden geschlechtlich differenzirten Kerne, wenn sie sich unter einander verbinden, verschieden gross, wie bei den Eiern der Seeigel; doch besteht hier augenscheinlich der kleinere Spermakern, wenn wir aus seinem Verhalten gegen Osmiumsäure und Farbstoffe Schlüsse ziehen dürfen, aus einer dichteren Substanz, so dass wir trotz der Grössenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandtheile annehmen dürfen.

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. Morphol. Jahrbuch Bd. III. 1877. Theil III. Morphol. Jahrbuch Bd. IV. 1878.

[2]) Oscar Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.

Auch habe ich schon in einer früheren Arbeit [1]) an Beispielen beweisen können, dass die verschiedene Grösse des Spermakerns wesentlich bedingt wird durch den Zeitpunkt, in welchem die Befruchtung erfolgt, ob sie vor oder während der Entwicklung der Richtungskörper der Eizelle geschieht, oder erst nachdem diese bereits gebildet sind.

Bei Asteracanthion habe ich sogar auf experimentellem Wege durch Veränderung des Zeitpunctes der Befruchtung die Grösse des Spermakerns direct beeinflussen können. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe Richtungskörper und Eikern schon vorhanden sind, so muss der Spermakern bis zum Eintritt der Verschmelzung längere Zeit im Dotter verweilen und schwillt mittlerweile zu derselben Grösse wie der Eikern an. Wenn letzterer dagegen nach Abschnürung der Richtungskörper schon vor der Befruchtung seine endgültige Beschaffenheit erlangt hat, so verweilt der Spermakern als selbständiger Körper nur kurze Zeit im Dotter, da er gleich nach seinem Eindringen schon die Verschmelzung eingeht. Er bleibt dann klein, wahrscheinlich weil er sich in diesem Falle nicht in demselben Maasse wie sonst mit Kernsaft hat durchtränken können.

Noch mehr als die angeführten Thatsachen sprechen für die Aequivalenz von Ei- und Spermakern die Beobachtungen, welche in diesem Jahre van Beneden [2]) über den Befruchtungsvorgang von Ascaris megalocephala veröffentlicht hat. Durch sorgfältigste Untersuchung hat der belgische Forscher zeigen können, dass die beiden gleich grossen Kerne, wenn sie sich nach ihrer Aneinanderlagerung zur Spindel umbilden, regelmässig vier Schleifen hervorgehen lassen, von welchen zwei von dem Chromatin des Eikerns, die zwei andern vom Chromatin des Spermakerns abstammen. Bei der Furchung spalten sich die vier Schleifen und vertheilen sich in gesetzmässiger Weise so, dass jede Tochterzelle zwei männliche und zwei weibliche Schleifentheile erhält. Nach diesen wichtigen Beobachtungen liefern also Ei- und Spermakern nicht allein gleiche Substanzmengen dem Furchungskern, sondern vertheilen sich auch noch weiter gleichmässig auf die Abkömmlinge desselben.

Desgleichen ist auch ein besonderes Gewicht auf das von mir entdeckte und seitdem vielfältig bestätigte Gesetz zu legen, dass

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Theil III. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878 pag. 171.

[2]) E. v. Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883 pag. 382.

die normale Befruchtung, welche eine regelmässige Entwicklung anregt, stets nur durch ein einziges Spermatozoon ausgeführt wird.

Ich glaube, den Namen Gesetz hier anwenden zu dürfen. Denn die Beobachtungen, nach denen im Innern des Eies bald nach Vornahme der Befruchtung stets nur zwei Kerne in Verschmelzung gesehen werden, sind ausserordentlich zahlreiche, sie sind von den verschiedensten Forschern, wie AUERBACH, BÜTSCHLI, SELENKA, v. BENEDEN, FLEMMING etc. in übereinstimmender Weise gemacht worden und erstrecken sich fast über alle Abtheilungen des Thierreichs. Desgleichen wird für die phanerogamen Pflanzen angegeben, dass nur ein Pollenschlauch befruchte.

In allen mir bekannten Fällen, in denen man mehrere Spermakerne mit dem Eikern wirklich hat verschmelzen sehen, war das Ei nicht mehr vollkommen lebenskräftig.

Allerdings wird von manchen Forschern auch die Befruchtung durch mehrere Samenfäden für normal gehalten.

SCHNEIDER [1]) gibt solches sogar für die viel untersuchten Eier der Echinodermen an, ist aber alsbald von NUSSBAUM [2]), v. BENEDEN [3]) und EBERTH [4]) mit Entschiedenheit berichtigt worden.

Andere Forscher, wie BAMBEKE [5]), KUPFFER [6]) etc. lassen in die dotterreichen Eier der Amphibien und Cyclostomen mehrere Samenfäden eindringen. Aber selbst wenn wir dies zugeben, ist damit noch keine Ausnahme von der Regel geschaffen. Denn das Eindringen des Spermatozoon in das Ei ist, wie schon oben gesagt, gleichsam nur die Einleitung zum Befruchtungsact, vollzogen ist derselbe erst nach eingetretener Kernverschmelzung. Für die Amphibien und Cyclostomen müsste daher erst noch der Nachweis geführt werden, dass sich mit dem Eikern nun auch wirklich mehrere Spermakerne verbinden. Das ist aber nicht geschehen, dagegen ist für das Froschei sogar die Verschmelzung zweier

---

1) A. SCHNEIDER, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883. Derselbe, Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 252.

2) M. NUSSBAUM. Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte. loco cit.

3) E. v. BENEDEN loc. cit. pag. 407.

4) C. J. EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin Nr. 14.

5) BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des Batraciens 1876.

6) KUPFFER, Über active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsacte bei Bufo variabilis und vulgaris. München 1882. 4. Math. phys. Cl.

Kerne von mir nachgewiesen worden[1]). Zu demselben Resultat ist neuerdings auch BORN[2]) bei Untersuchung des Froscheies gelangt.

Alle Thatsachen sprechen somit dafür, dass normal nur ein Spermatozoon befruchtet; es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit einer Befruchtung durch mehrere Samenfäden anzunehmen, wie es HENSEN[3]) in seinem Artikel über die Physiologie der Zeugung auf Grund der vorliegenden Literatur noch glaubte thun zu müssen. Auch nach dieser Richtung ergibt sich eine Aequivalenz der von mütterlicher und väterlicher Seite gelieferten Bestandtheile, indem sich stets eine männliche mit einer weiblichen Zelle zur Hervorbringung einer neuen Individualität verbindet.

Bis jetzt ist unsere Argumentation allein von der Aequivalenz der männlichen und weiblichen Anlagen ausgegangen. Es lassen sich aber auch direct Gründe dagegen vorbringen, dass der contractile Faden des Spermatozoon eine Vererbungspotenz besitze. Derselbe besteht nämlich nicht aus einfachem Protoplasma, wie der protoplasmatische Körper des Eies, sondern ist ein Plasmaproduct, er ist, wie die Muskelfibrille, ein zu einem bestimmten Arbeitszweck angepasstes und umgewandeltes Plasma. Von einer Substanz aber, welche Anlagen der Eltern auf das Kind übertragen soll, werden wir annehmen müssen, dass sie sich noch in einem ursprünglichen, histologisch undifferenzirten Zustand befindet. Von diesem Gesichtspunct aus betrachtet kann der contractile Faden des Spermatozoon, wie auch SACHS jetzt annimmt, nur die einzige Bedeutung eines Bewegungsorgans haben, welches die Aufgabe hat, den allein befruchtenden Kernstoff mit der Eizelle in Berührung zu bringen.

Durch die vorausgegangenen Erörterungen glaube ich zum Wenigsten sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, dass das Nuclein die Substanz ist, welche nicht allein befruchtet, sondern auch die Eigenschaften vererbt und als solche dem Idioplasma NÄGELI's entspricht.

NÄGELI und ich sind also auf ganz verschiedenen Wegen zu demselben Ziel gelangt. Während jener durch theoretische Erwägungen allein geleitet den Begriff Idioplasma geschaffen hat,

[1]) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.

[2]) BORN, Über die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 16. 1884.

[3]) HENSEN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. Artikel: Zeugung.

und daher auch vom Idioplasma, welchem er eine netzförmige Structur zuschreibt, nicht aussagen kann, wo es im Ei und im Samenfaden zu suchen ist, bin ich von Beobachtungsthatsachen ausgegangen. Wir haben theoretische Erwägungen an sie anknüpfend gesehen, dass Alles dass, was Nägeli zur Characteristik des Idioplasma gebraucht, für die Kernsubstanz zutrifft. In ihr haben wir einen vom Ernährungsplasma unterscheidbaren Eiweisskörper kennen gelernt, der in kleinen aber etwa aequivalenten Mengen im Ei und Samenfaden vorhanden ist und bei der Befruchtung sich zu einer gemischten Anlage verbindet.

Von der männlichen und weiblichen Kernsubstanz lehrt uns die Beobachtung ausser ihrer Aequivalenz noch eine weitere sehr wichtige Eigenschaft, auf welche Nägeli aus theoretischen Gründen gleichfalls geführt worden ist; ich meine die Eigenschaft, dass sich das Nuclein vor, während und nach der Befruchtung in einem organisirten Zustand befindet.

Bereits in meinen Abhandlungen über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies habe ich den Nachweis zu führen gesucht, dass die Befruchtung nicht nur ein chemisch physicalischer Vorgang, wie die Physiologen meist anzunehmen pflegten, sondern gleichzeitig auch ein morphologischer Vorgang ist, insofern ein geformter Kerntheil des Spermatozoon in das Ei eingeführt wird, um sich mit einem geformten Kerntheil des letzteren zu verbinden.

Da die Frage eine allgemeinere Tragweite hat, zur Zeit aber noch nicht als nach allen Richtungen geklärt betrachtet werden kann, wollen wir hier auf dieselbe ausführlicher eingehen.

Zwei entgegengesetzte Ansichten stehen sich auf diesem Gebiete gegenüber, eine Ansicht, welche zuerst auf Grund von Beobachtungen von mir scharf formulirt worden ist und nach welcher die Befruchtungsstoffe als morphologische Theile, das heisst, im organisirten Zustand wirken sollen, und eine zweite Ansicht, nach welcher eine Auflösung und eine Neu-Organisation der Befruchtungsstoffe stattfinden soll.

Theoretische Gründe sowohl als auch Beobachtungen sind für jede dieser Ansichten von verschiedenen Seiten in das Feld geführt worden.

Gehen wir zuerst auf die theoretischen Erwägungen ein, welche Pflüger, Hensen und Nägeli angestellt haben.

Pflüger hat sich vor einem Jahre gegen die Erhaltung der

Kernsubstanz als solcher ausgesprochen. In seinen Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier bezeichnet er die Zeugung als „einen physiologischen Vorgang, bei dem es sich um die specifischen Wirkungen der Molecüle und Atome auf einander handelt, welche unabhängig von dem Aggregatzustande sind, also einem allgemeinen morphologischen Gesetz nicht unterthan sein müssen. Man werde für die Zeugung vielleicht niemals eine anatomische Definition finden, weil es principiell keine geben könne."

Pflüger setzt veraus, dass „wenigstens in gewissen Perioden flüssiger Aggregatzustand der zeugenden Stoffe, weder Zellsubstanz noch Kern, sondern werdender Urstoff vorhanden sei". Der neue Kern sei mit einem Worte kein morphologisches Derivat des alten Kerns; die organisirte Substanz des jungen Kerns leite sich direct von nicht organisirter, das heisst, gelöster Materie ab, krystallisire gleichsam aus ihr heraus. Die freie Zellbildung hält Pflüger für eine philosophische Nothwendigkeit.

Anders urtheilen Hensen und Nägeli.

Ersterer[1]) bezeichnet meine Auffassung der Befruchtung als eine glückliche. „Sie vertiefe unsere Kenntniss von dem Befruchtungsvorgang, indem sie zu den bisher nur in Betracht gezogenen chemischen und physicalischen Momenten noch hinzufüge das für die Lebenserscheinungen (und die Vererbung) so bedeutsame morphologische Moment, dass nämlich die Materie in bestimmter Formung mitwirke". Er fügt hinzu, dass damit auch alle neueren Erfahrungen über die wichtige Rolle, welche der Kern bei der Zelltheilung spiele, sogleich für die Befruchtungslehre zur Geltung kommen.

Von anderen Voraussetzungen ausgehend, wird Nägeli[2]) in seinem neuesten Werk „die mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre", zu einem gleichen Ergebniss geführt. Es erscheint ihm als „eine physiologische Unmöglichkeit, dass eine Befruchtung durch eindringende gelöste Stoffe erfolgen könne. Solche können nur zur Ernährung dienen, aber nicht Eigenschaften übertragen. Zwischen den Vorgängen bei der Befruchtung und der Ernährung bestehe ein grosser Unterschied. Bei letzterer sei es eben vollkommen gleichgültig, woher das Eiweiss, durch welches das Kind wächst, stamme, ob von der Mutter, von der Amme, von

[1]) Hensen, Handbuch der Physiologie. Bd. VI. Artikel: Zeugung pag. 126.

[2]) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884 pag. 109—111 und 215—220.

der Kuhmilch etc., wiewohl diese Nahrungsmittel wegen ihrer Mischung mehr oder weniger zuträglich sein können. Diese Stoffe werden eben in gelöstem, also unorganisirtem Zustand dem Organismus einverleibt. Das Asparagin- oder Peptonmolecül, selbst das Eiweissmolecül des männlichen Befruchtungsstoffes, habe nichts voraus vor jedem anderen Asparagin, Pepton oder Eiweissmolecül, sowenig als das Thonmolecül von einer zerbrochenen griechischen Vase irgend etwas mehr wäre als das Thonmolecül von einem ganz gewöhnlichen Backstein."

Die Vererbung specifischer Eigenschaften bei der geschlechtlichen Fortpflanzung lässt nach NÄGELI nur die eine Erklärung zu, dass die Anlagen bloss durch feste (unlösliche), nicht durch gelöste Stoffe übertragen werden. NÄGELI nennt diese Stoffe, vermöge der eigenartigen und complicirten Anordnung fester Theilchen oder Micellen, das Idioplasma und lässt in dasselbe unter dem Einfluss der bereits vorhandenen, festen Theilchen sich die neu eintretenden gelösten Substanzen einordnen. Nur eigenthümliche Gruppen von Micellen können sich nach seiner Ansicht als Anlagen bewähren und die plastischen Bildungen hervorbringen, in welche sich die Anlagen entfalten.

An einer anderen Stelle [1]) heisst es: „Wenn die Anordnung der Micellen die specifischen Eigenschaften des Idioplasma begründet, so muss das letztere eine ziemlich feste Substanz darstellen, in welcher die Micellen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micellen die bestimmte Anordnung zu sichern vermag. Nun ist aber das gewöhnliche Plasma ein Gemenge von flüssigem und festem Plasma, wobei die Micellverbände der unlöslichen Modification, wie dies für das strömende Plasma nicht anders angenommen werden kann, sich mit grosser Leichtigkeit gegenseitig verschieben."

Die auf theoretischem Gebiet bestehende Meinungsdifferenz über das Wesen der Befruchtung lässt sich durch Beobachtung entscheiden, wenn meine Ansicht von der Bedeutung der Kernsubstanzen die richtige ist. Zwar schweben auch hier noch Streitigkeiten darüber, ob die Befruchtung durch gelöste oder durch geformte, organisirte Kernstoffe zu Stande komme; doch hat hier ganz offenbar die letztere Meinung von Jahr zu Jahr mehr an Boden gewonnen.

---

[1]) NÄGELI loco cit. pag. 27.

Als ich die Befruchtung durch geformte Kerntheile in meiner Untersuchung über Toxopneustes lividus beschrieb, fand meine Lehre zunächst Widerspruch durch van Beneden, Strasburger und Fol, welche zum Theil an anderen Objecten den Befruchtungsvorgang untersucht hatten.

Van Beneden [1]) konnte bei Eiern von Säugethieren nie ein Spermatozoon in den Dotter eindringen sehen, dagegen häufig beobachten, dass deren mehrere mit ihrem Kopfe fest der Dotteroberfläche aufsassen. „Die Befruchtung" schloss er, „bestehe daher wesentlich in der Vermischung der Spermasubstanz mit der oberflächlichen Schicht der Dotterkugel." In letzterer soll sich dann wenigstens theilweise auf Kosten der aufgelösten Spermasubstanz ein männlicher Vorkern entwickeln, während gleichzeitig im Centrum des Eies aus Bestandtheilen desselben ein weiblicher Vorkern gebildet werde.

Strasburger [2]), welcher bei seiner Auffassung der Befruch-

---

[1]) Ed. van Beneden, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères etc. Bulletins de l'académie royale de Belgique 2me sér. t. XL 1875. pag. 11. Von dieser Arbeit bemerkt van Beneden in seinem Werk (Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire pag. 53), dass sie vor meiner Habilitationsschrift erschienen sei. Er erklärt daher: En établissant que les deux éléments nucléaires diffèrent entre eux par leurs caractères aussi bien que par leur origine et par leur lieu de formation, en exprimant l'idée quo le pronucleus central est un élément ovulaire, l'autre un dérivé des zoospermes, j'ai donné, et cela avant que le travail de O. Hertwig ait paru, l'intreprétation universellement admise aujourd'hui do la signification des pronucleus. Demgegenüber muss ich hervorheben, dass der Thatbestand ein anderer ist.

Van Beneden's Schrift ist erschienen in der Decembernummer der Bulletins 1875. Meine Arbeit ist bereits gedruckt am 25. October 1875 der medicinischen Facultät zu Jena behufs meiner Habilitation eingereicht worden. Sie ist sowohl als selbständige Schrift im Buchhandel erschienen als auch im morphologischen Jahrbuch, Jahrgang 1875. Die Versendung der Freiexemplare fand in den nächsten Tagen nach meiner Habilitation Anfang November statt.

Ich füge noch hinzu, dass meino Habilitationsschrift mehrfach als in dem Jahre 1876 erschienen citirt wird, weil der ersto Band des morphologischen Jahrbuchs auf dem Titelblatt fälschlicher Weise die Jahreszahl 1876 anstatt 1875 trägt.

[2]) Strasburger, 1. Über Zellbildung und Zelltheilung 2. Auflage 1876 pag. 305—314.

2. Über Befruchtung und Zelltheilung 1878 pag. 75—78.

tung vom Studium der Coniferen ausgegangen ist, findet bei diesen, dass der Inhalt des Pollenschlauches jedenfalls in gelöster Form in das Ei eindringe, weil er die Cellulosemembran zu passiren habe, und er stellt in Folge dessen den Satz auf, „dass es sich bei der Befruchtung nicht um die Kerne der Spermatozoiden als morphologische Elemente, sondern um die Substanz dieser Kerne als physiologisches Element handle." „Bei der Kiefer und der Fichte gehe die Befruchtung unmöglich anders als durch Diffusion vor sich." „Auch bei dem Eikern, wo er erhalten bleibe, handele es sich nicht um das morphologische Element, sondern nur um dessen Substanz. Daher könne man auch dort, wo die Kernsubstanz sich nicht im Eiplasma vertheile, von einem kernlosen Zustande des Eies vom morphologischen Standpunkte aus sprechen."

FOL [1]) welcher zwar das Eindringen des Spermatozoon in das Ei am Genauesten verfolgt hat, bestreitet, dass der Kopf desselben aus dem Kern der Samenmutterzelle gebildet werde; das Spermatozoon entwickele sich vielmehr aus Protoplasma nach Ausschluss der Kernsubstanz. Auch verändere sein Körper nach dem Eindringen in den Dotter seine Gestalt und wachse durch Aufnahme von Eiprotoplasma. „Le pronucléus mâle" — erklärt FOL, — „qui a tous les caractères d'un véritable noyau, est donc formé par l'alliance de deux protoplasmes qui n'ont subi aucun mélange avec la substance de noyaux préformés. Le pronucléus mâle ne descend à aucun titre, pas même en partie, d'un noyau plus ancien; il est de formation nouvelle."

Zu den am meisten von den meinigen abweichenden Ergebnissen ist vor einigen Jahren ANTON SCHNEIDER [2]) durch Untersuchung von Asteracanthion und Hirudineen gelangt. Er bestreitet überhaupt die Existenz eines Samenkerns; er lässt viele Spermatozoen in den Dotter dringen, sich auflösen und spurlos verschwinden. Die Kerne, die man in der Eizelle beobachte, sollen abstammen von der Substanz des Keimbläschens, welches sich auflöse und im Dotter vertheile.

Demgegenüber habe ich jeder Zeit an meiner ursprünglichen Auffassung und „einfacheren Erklärung" des Befruchtungsvorganges

[1]) FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. 1879 pag. 260.

[2]) A. SCHNEIDER, 1. Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 252.
2. Über Befruchtung der thierischen Eier. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 426.

festgehalten, dass „das Spermatozoon als solches in den Dotter eindringt und dass sein Kern hier eine oft beträchtliche Vergrösserung durch Imbibition mit Kernsaft bis zur Copulation mit dem Eikern erfahren kann.“

Zur Motivirung dieses Standpunktes lenkte ich in meiner zweiten Abhandlung über Bildung und Befruchtung des Eies die Aufmerksamkeit [1]) auf folgende Gründe:

1. „Bei Coniferen kann wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die feine Membran an der Spitze des Pollenschlauchs vor dem Übertritt seines Inhalts in das Ei zum Theil aufgelöst wird.“

2. „Bei Hirudineen, Säugethieren etc. ist die Dotterhaut kein Hinderniss für das Eindringen der Spermatozoen, da sie in grosser Anzahl innerhalb derselben beobachtet worden sind. Hier können sie also direct in das membranlose Eiplasma sich einsenken.“

3. „Eine grössere Zunahme des Spermakerns innerhalb des Dotters vor der Copulation mit dem Eikern hat häufig durch directe Beobachtung nachgewiesen werden können. Es sprechen daher Grössendifferenzen zwischen dem Spermakern und dem Körper des Spermatozoon nicht gegen ihre Identität.“

4. „Bei Toxopneustes lividus verstreichen zwischen der Vornahme der künstlichen Befruchtung und dem Auftreten des Spermakerns nur wenige Minuten. Es muss als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass sich in diesem kurzen Zeitraum die Spermasubstanz auflösen, mit dem Eiplasma vermischen und sich gleich darauf wieder zu einem kleinen Kern ansammeln soll. Jedenfalls lässt sich die Bedeutung dieses Vorgangs nicht verstehen, da das Endziel desselben in einfacherer Weise auf directem Wege erreicht werden kann.“

Es ist mir erfreulich zu constatiren, dass für diese Ansicht von Jahr zu Jahr eine grössere Summe von Beobachtungsmaterial angesammelt worden ist, und dass vor allen Dingen jetzt auch STRASBURGER und VAN BENEDEN für sie eingetreten sind.

Ich stelle hier nur kurz die Beobachtungen von SELENKA, FLEMMING, STRASBURGER, NUSSBAUM, VAN BENEDEN und EBERTH zusammen.

---

[1]) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung etc. II. Abhandl. Morph. Jahrbuch. Bd. III pag. 74—75.

Nach SELENKA [1]) dringt das Spermatozoonköpfchen in den Eiern der Echiniden bis in das Centrum vor, umgeben von einer Dotterstrahlung. Dabei beginnt der Hals des Spermatozoonköpfchens anzuschwellen und an Grösse stetig zuzunehmen, bis er ungefähr den Dritteldurchmesser des Eikerns erreicht hat und mit ihm verschmilzt.

Sehr werthvoll sind die Angaben von FLEMMING [2]) über die Entstehung der Samenfäden. Indem er dieselbe bei Salamandra maculata verfolgte, konnte er auf das unzweifelhafteste feststellen, was schon von anderen Forschern auf Grund minder eingehender Untersuchungen behauptet worden war, dass der Kopf des Spermatozoon aus dem Kern der Spermatocyte hervorgeht, dass es aber nicht der ganze Kern, sondern die tingirbare Substanz desselben ist, welche zum Samenfadenkopf wird. Somit bewies er die Unhaltbarkeit der Meinung FOL's, nach welcher sich das ganze Spermatozoon aus Protoplasma entwickeln solle.

In einer darauf folgenden Arbeit bestätigte FLEMMING [3]) in vollem Maasse die Richtigkeit meiner Darstellung des Befruchtungsvorganges. Da sich die Spermatozoenköpfe in Essigcarmin sehr intensiv färben, so benutzte er dieses Mittel um zu zeigen, dass der Spermatozoenkopf als solcher in den Dotter des Eies eindringt und hier zunächst seine Gestalt fast unverändert beibehält, dass er sich dann zum Spermakern, der mit dem Eikern verschmilzt, umwandelt. „Derselbe zeigt sich“, erklärt FLEMMING „nach seiner Masse und nach der Stärke seiner Färbung so durchaus dem Samenfadenkopf entsprechend, dass an seiner Entstehung aus diesem nicht zu zweifeln ist.“ Er stellt daher ebenfalls für die Befruchtung den Satz auf: „Es vereinigt sich im Furchungskern das Chromatin eines männlichen und eines weiblichen Kerngebildes.“

Zu ähnlichen Anschauungen über den Befruchtungsvorgang bei Pflanzen ist neuerdings auch STRASBURGER [4]) gelangt. Aus-

[1]) E. SELENKA, Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. 1878.

[2]) W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil II. 1880. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII. pag. 240.

[3]) W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. 1881. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX pag. 13—35.

[4]) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882 pag. 252.

gehend von der Thatsache, dass freie Kernbildung sonst nirgends mehr im Pflanzenreich gegeben ist, nimmt er auch für die Befruchtungsvorgänge an, dass es auf die Erhaltung der Kernsubstanz als solche ankomme. Für copulirende Spirogyren habe er früher die Angabe gemacht, dass der Zellkern während des Befruchtungsvorgangs schwinde. Indessen sei jetzt dieser störende Fall aus der Befruchtungslehre geschwunden, da es sich bei Anwendung richtiger Tinctionsmethoden, wie SCHMITZ zuerst fand, erkennen lasse, dass der Zellkern factisch erhalten bleibe, ja dass die Kerne beider Zellen copuliren.

VAN BENEDEN [1]) und NUSSBAUM [2]) handeln über die Befruchtungsvorgänge bei Nematoden. Sie lehren, dass die Spermatozoen ächte Zellen sind, die aus Spermatocyten entstehen und einen als Kern zu deutenden, in Carmin färbbaren Theil besitzen. Normaler Weise dringt nur ein solches Spermatozoon in ein Ei ein, wobei es im Dotter noch längere Zeit seine Gestalt vollkommen beibehält. Später verbindet sich der färbbare Theil oder der Spermakern, ohne sich zuvor aufgelöst zu haben, und nachdem er eine beträchtliche Grössenzunahme erfahren hat, mit dem Eikern.

Endlich hat in neuester Zeit wieder EBERTH [3]) den Befruchtungsvorgang am Echinidenei untersucht und dabei die ganz irrthümlichen Angaben SCHNEIDER's zurückgewiesen, indem er ebenfalls constatiren konnte, dass der Kopf des Spermatozoon sich niemals auflöst, sondern etwas aufquillt und zum Spermakern wird.

Nach allen diesen sorgfältigen Untersuchungen können wir es als ein gesichertes Ergebniss betrachten:

1) dass der Kopf des Samenfadens direct vom Nuclein der Spermatocyte abstammt,
2) dass er bei der Befruchtung direct in den Spermakern übergeht.

Bei meiner Befruchtungs- und Vererbungstheorie kommt es nun aber nicht nur darauf an, den continuirlichen Zusammenhang des Spermakerns mit vorausgegangenen Kerngenerationen der Bildungszellen nachgewiesen zu haben, nicht minder nothwendig ist es, dass auch der Eikern keine Neubildung ist. Der

[1]) ED. V. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.

[2]) M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.

[3]) EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin. No. 14.



sichere Nachweis dieses Verhältnisses ist mit grösseren Schwierigkeiten verknüpft.

Vor zehn Jahren noch herrschte fast allgemein die Annahme, dass die Eizelle in ihrer Entwicklung vorübergehend kernlos sei. Derselben trat ich in meiner Habilitationsschrift entgegen, in welcher ich die These aufstellte: „die Eizelle durchläuft in ihrer Entwicklung kein Monerenstadium." Ich wies nach, wie man Keimbläschen und Eikern früher vielfältig verwechselt und letzteren an grossen Eiern übersehen und sie daher für kernlos erklärt habe, ich suchte darzuthun, dass der Eikern direct vom Keimfleck des Keimbläschens abstamme. Dieser letztere Theil meiner Ansicht war ein irrthümlicher. BÜTSCHLI's [1]) Untersuchungen ergaben, dass die Bildung der Richtungskörper zwischen die Rückbildung des Keimbläschens und das Auftreten des Eikerns fällt. Diesen Process hatte ich bei den Echiniden, weil er sich schon im Ovarium vollzieht und nicht leicht zu beobachten ist, anfänglich übersehen, entdeckte [2]) ihn aber bald darauf gleichzeitig mit FOL [3]), so dass ich selbst meine ältere irrthümliche Beobachtung und Angabe berichtigen konnte.

Die Abstammung des Eikerns vom Keimbläschen ergab sich jetzt als ein weit complicirterer und als ein in seinem Detail schwerer zu verfolgender Vorgang. Wie ich an den Eiern von Asteracanthion, Nephelis und Pteropoden klarzulegen suchte [4]), fällt das Keimbläschen einer Metamorphose anheim, bei welcher sich einzelne Theile auflösen, desorganisirt werden und sich im Eiplasma vertheilen (Kernmembran, Kernsaft), während ein Theil der färbbaren Substanz oder des Nucleins, welcher vorzugsweise im Keimfleck enthalten ist, sich zur Richtungsspindel umbildet. Die Richtungsspindel macht dann bei der Hervorknospung der Richtungskörper, welche ich nach wie vor für rudimentäre Zellen erkläre, zweimal einen

---

[1]) BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung etc. 1876.

[2]) OSCAR HERTWIG, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrbuch Bd. III 1877. Vorläuf. Mittheil.

[3]) FOL, Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus 1877.

[4]) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Theil II und III. Morph. Jahrbuch. Bd. III 1877 und Bd. IV. 1878.

Kerntheilungsprocess durch. Bei der letzten Kerntheilung entsteht aus einem der Theilungsproducte der Eikern. Somit ist in der Eizelle die Continuität der Kerngenerationen niemals unterbrochen. Es finden Kernumbildungen, aber keine Kernneubildungen statt. „Omnis nucleus e nucleo", wie später FLEMMING den Ausspruch VIRCHOW's „Omnis cellula e cellula" nachahmend, sich ausgedrückt hat.

Es wird gut sein, wenn wir uns bei dieser Gelegenheit über die Begriffe „Kernauflösung" und „Kernumbildung" verständigen.

Von einer Kernauflösung würde ich nur dann sprechen, wenn sämmtliche organisirten festen Theile, wie Membran, Kerngerüst und Nucleolen entweder verflüssigt oder in kleine Partikeln getrennt und im Protoplasma diffus vertheilt würden, ohne noch weiterhin Beziehung untereinander zu unterhalten, so dass sie, vielleicht auch chemisch verändert, nicht wieder sich zu einem Kern vereinigen können. Solchen Auflösungsprocessen unterliegen bei der Reifung des Eies gewisse Kernbestandtheile, so z. B. die Kernmembran, zum Theil auch, wenigstens bei den multinucleolären Keimbläschen, die Nucleinsubstanzen und das achromatische Kerngerüst.

Als Umbildung des Kerns würde ich es dagegen bezeichnen, wenn derselbe zwar seine alte Form verliert, einzelne Theile aber eine neue gesetzmässige Anordnung annehmen. So haben wir es, um ein Beispiel anzuführen, mit Umbildungsprocessen zu thun, wenn der Kern bei der Theilung seine Bläschenform verliert, die Nucleolen in kleine zu einer neuen Structur vereinte Körnchen zerfallen, die Nucleinkörner sich zu Fäden und Schlingen anordnen, aus denen schliesslich wieder bläschenförmige Kerne hervorgehen. Hier bleibt trotz grosser Umwandlungen das Kernmaterial im Stadium der Ruhe wie im Stadium der Thätigkeit organisirt.

In diesem Sinne gehen nun auch am Keimbläschen, wenn das Ei reift, neben einer wirklichen Auflösung Umbildungsprocesse vor sich. Bei Asteracanthion glaube ich dieselben am genauesten verfolgt zu haben und halte ich an meiner Darstellung trotz des Widerspruchs von v. BENEDEN [1]) auch jetzt noch fest. Hier sieht man den Nucleolus (wie auch sonst bei der Einleitung zur Kerntheilung) in kleine Körnchen zerfallen, die — ob zum Theil

---

[1]) ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation etc. 1883.

oder sämmtlich, bleibe dahingestellt — eine unbedeutende Lageveränderung nach dem Orte zu erfahren, wo wir bald eine charakteristische Kernspindel deutlich erkennbar machen können. Ähnliches beobachtete ich bei Pteropoden und bei Nephelis.

Im Übrigen stehe ich mit dieser Auffassung nicht mehr isolirt da.

Fol[1]) erkennt an, dass Theile des Keimbläschens in die Bildung des Eikerns mit eingehen. (Le pronucleus femelle est un alliage d'une très-petite quantité de substance dérivée de la vésicule germinative avec une grande quantité de protoplasme cellulaire.)

In seinem Buch über Bau und Wachsthum der Zellhäute spricht Strasburger[2]) den Satz aus, dass eine freie Kernbildung (mit scheinbarer Ausnahme der Kerne der Pollenschläuche) sonst nirgends mehr im Pflanzenreiche gegeben ist. Er deutet darauf hin, dass uns die Vorgänge bei der Zelltheilung lehren, wie ein Kern auch in einzelne Elemente zerfallen kann, die durch Plasmamassen getrennt sind und sich später wieder sammeln.

Auf das unzweideutigste zeigt ferner van Beneden[3]) die Abstammung der Richtungsspindel vom Keimbläschen durch Untersuchung der Nematodeneier. „Die chromatische Substanz des Keimbläschens" sagt er, „welche direct vom Keimfleck abstammt, geht über in die Chromatinkörperchen der Richtungsspindel (der sogenannten figure ypsiliforme)."

Nachdem ich in der soeben gegebenen historischen Darstellung zugleich schon meine Ansichten kurz skizzirt habe, will ich zum Schluss das Ergebniss noch kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen.

Die mütterliche und die väterliche Organisation wird beim Zeugungsact auf das Kind durch Substanzen übertragen, welche selbst organisirt sind, das heisst, welche eine sehr complicirte Molecularstructur im Sinne Nägeli's besitzen. In der Entwicklung einer Organismenkette finden keine Urzeugungen statt, nirgends wird sie durch desorganisirte Zustände unterbrochen, aus welchen wie durch einen

---

1) Fol, Recherches sur la fécondation etc. pag. 252.

2) Ed. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute 1882, pag. 250—52.

3) Ed. v. Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

Act der Urzeugung erst wieder Organisationen entstehen müssten. In der Aufeinanderfolge der Individuen vollziehen sich nur, in ihrem innersten Wesen uns freilich unverständliche Wandlungen der Organisation, wobei in gesetzmässigem Rythmus Kräfte entfaltet und neue Spannkräfte gesammelt werden. Als die Anlagen von complicirter molecularer Structur, welche die mütterlichen und väterlichen Eigenschaften übertragen, können wir die Kerne betrachten, welche in den Geschlechtsproducten sich als die einzigen einander äquivalenten Theile ergeben, an welchen wir bei dem Befruchtungsact allein ausserordentlich bedeutsame Vorgänge beobachten und von denen wir allein den Nachweis führen können, dass von ihnen der Anstoss zur Entwicklung ausgeht. Während der Entwicklung und Reifung der Geschlechtsproducte sowie bei der Copulation derselben erfahren die männlichen und die weiblichen Kernsubstanzen, wie eingehende Beobachtung lehrt, niemals eine Auflösung, sondern nur Umbildungen in ihrer Form, indem Eikern und Spermakern, der eine vom Keimbläschen, der andere vom Kern der Samenmutterzelle abstammen.

Zu Gunsten dieser Befruchtungs- und Vererbungstheorie lassen sich noch zwei weitere Argumente anführen, erstens die Rolle, welche die Kerne bei der Entstehung von Mehrfachbildungen zu spielen scheinen, und zweitens die sogenannte Isotropie des Eies.

a. Bedeutung der Polyspermie für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Während normaler Weise die Befruchtung nur durch ein einziges Spermatozoon erfolgt, können unter besonderen Verhältnissen ihrer mehrere in das Ei eindringen und sich, wie ich [1]) und Fol [2])

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morphol. Jahrbuch Bd. I 1875 pag. 383 und 384. Desgl. Morphol. Jahrbuch Bd. IV 1878, pag. 170—172.

[2]) Fol, Recherches sur la fécondation etc. p. 197—203, p. 260 und vorläufige Mittheil. desselben.

gefunden haben, zu ebenso vielen Spermakernen mit Strahlenfiguren entwickeln. Wir wollen derartige anormale Vorgänge mit einem kurzen Ausdruck als Mehrbefruchtung oder Polyspermie bezeichnen. Dieselbe tritt nach unseren Erfahrungen nur dann ein, wenn die Eier durch äussere Schädlichkeiten mehr oder minder in ihrer Lebensenergie eine Einbusse erfahren haben. Sie wird dann weiter auch die Ursache modificirter und anomaler Entwicklungsvorgänge, in welche wir freilich bis jetzt nur theilweise einen Einblick gewonnen haben. Am genauesten hat sie Fol verfolgt und sich hierbei das Verdienst erworben, eine wichtige und interessante Hypothese über die Entstehung der Doppel- und Mehrfachmissbildungen aufgestellt zu haben. Er hat es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, dass diese Missbildungen durch eine anomale Befruchtung durch zwei, drei oder mehr Spermatozoen veranlasst werden.

Für unseren vorliegenden Zweck wird es genügen, wenn wir den Entwicklungsprocess, wie er sich beim Eindringen zweier Samenfäden gestaltet, näher verfolgen.

In diesem Falle entstehen nach der Befruchtung in der Rinde des Dotters zwei Spermakerne. Dieselben setzen sich, je von einer Strahlung umgeben, nach dem Eikern zu in Bewegung, legen sich ihm an und theilen sich in seine Substanz. Anstatt einer einfachen Spindel entwickeln sich jetzt zwei Spindeln, anstatt einer Doppelstrahlung eine Vierstrahlung. Zur Zeit, wo normale Eier sich in zwei Zellen theilen, zerfallen die doppel befruchteten sogleich in vier Stücke, zur Zeit der Viertheilung sind sie schon acht getheilt und so weiter.

Von der Richtigkeit dieser Angaben, welche wir Fol verdanken, habe ich mich durch nachträgliche Untersuchung derselben Objecte überzeugen können.

Das weitere Schicksal der durch zwei Samenfäden befruchteten Eier hat Fol nicht direct weiter verfolgen können, aber er hat wenigstens gesehen, dass in Zuchten mit zahlreichen, pathologisch veränderten Eiern sich einzelne Blastulae gebildet hatten mit vergrösserter Furchungshöhle und viel zahlreicheren Zellen als gewöhnlich, und dass dann Larven entstanden, welche anstatt einer, zwei, drei und mehrere Gastrulaeinstülpungen darboten.

Gesetzt nun, die Zwei- und Mehrfachbildungen entstehen, so wie ich glaube, durch das Eindringen einer entsprechenden Anzahl von Samenfäden, so wäre dies ein wichtiger Beweis dafür, dass die Kernsubstanz vorzugsweise die Organisation bestimmt

und wenn ich so sagen darf, den Kräfteplan für die weitere Entwicklung in sich birgt.

In dem oben gewählten Beispiel würde der Anstoss zur Entstehung der Doppelmissbildung speciell von den zwei Spermakernen ausgehen, welche sich in die Substanz des Eikerns theilen, so dass jetzt anstatt eines normalen Keimkerns zwei Keimcentra vorhanden sind; diese umgeben sich mit Dotter und repräsentiren die Anlagen zweier Individualitäten in einer gemeinsamen Eihülle.

Zugleich würden diese Verhältnisse darauf hinweisen, dass dem Protoplasma des Eies nicht, wie manche Forscher wollen, eine feste Organisation in der Weise gegeben ist, dass aus einem bestimmten Theil ein bestimmtes Organ des zukünftigen Thieres hervorgeht. Vielmehr würde die schon oben angeführte Anschauung Nägeli's gestützt werden, wonach dem Protoplasma im Gegensatz zur Kernsubstanz eine grössere Gleichartigkeit seiner Micellargruppen und somit auch ein niedrigerer Grad der Organisation zukommt. Indessen berühre ich hier Verhältnisse, auf welche ich genauer im folgenden Abschnitt zurückkommen werde.

b. Bedeutung der Isotropie des Eies für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Einen weiteren Hinweis darauf, dass die Kernsubstanz die Eigenschaften der Erzeuger übertrage und insofern auf die Organisation bestimmend einwirke, finde ich in der von Pflüger entdeckten Thatsache der Isotropie des Eies.

Darunter versteht Pflüger [1]) die Erscheinung, dass die Dottertheilchen im Ei nicht von Anfang an in der Weise gesetzmässig angeordnet sind, dass auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückzuführen seien. Er schliesst dies aus seinen Versuchen mit Eiern, die sich in Zwangslagen befinden.

Wenn man nämlich Froscheier mit ihrer primären die beiden Pole verbindenden Axe horizontal legt, so fällt die erste Meridianebene zwar stets mit der lothrechten zusammen, sie kann aber

---

[1]) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXI. 1883. pag. 313.

Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Abhandl. II. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII. 1883. pag. 56—69.

mit der Eiaxe jeden beliebigen Winkel machen. Zum Beispiel sah PFLÜGER öfters, dass die erste Furchungsebene das Ei in eine schwarze und eine weisse Hemisphäre theilte.

Hierdurch werden nun aber auch die weiteren Entwicklungsvorgänge beeinflusst, da die Medianebene des Embryo auch bei Eiern, deren primärer Axe man jede willkürlich gewählte Richtung gegeben hat, stets mit dem vertical stehenden primären Furchungsmeridian zusammenfällt. Die Organe können sich daher an verschiedenen Punkten der Dotteroberfläche anlegen. So hat PFLÜGER durch seine Experimente vom Urmund der Gastrula bewiesen, dass er ihn auf der weissen Hemisphäre entstehen lassen kann, wo er will, je nachdem er das Ei vor der Befruchtung gegen die Richtung der Schwerkraft lagert. Diese Angaben haben durch BORN eine Bestätigung gefunden.

Auf Grund derartiger Beobachtungen theilt PFLÜGER „der Eisubstanz eine meridiale Polarisation zu.“ Er stellt sich „auf jeder Meridianhälfte eines Eies in der Richtung dieser Linie polarisirte“ für alle Hälften gleichwertige Molecülreihen vor. „Die Schwere allein“ schreibt er „bestimmt vermöge der Richtung der Eiaxe, welche dieser Molecülreihen die herrschende wird. Es ist diejenige, welcher allein im Ei die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem verticalen primären Meridian zu liegen“. „Diese allein wirkt organisirend und verbraucht allmählich alles Nährmaterial für ihre Wachsthumstendenz.“

Die Vorstellung, welche PFLÜGER aus der Isotropie des Eies gewinnt, gebe ich in extenso mit seinen eigenen Worten wieder. „Es dünkt mir sehr wahrscheinlich, dass das eigentliche Nährmaterial und das Wasser fast das ganze Gewicht des Eies ausmachen, während die Summe aller jener in meridialer Richtung polarisirten Molecüle, welche den eigentlichen Keimstoff darstellen, ein Gewicht hat, das von einerlei Ordnung ist mit dem Gewicht der festen Theile zweier Spermatozoen.“ „Ich würde mir also denken, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist. Gewisse durch die Schwerkraft bevorzugte Molecülreihen ziehen vermöge der Zahl und des Ortes der ihnen zukommenden Affinitäten oder Anziehungskräfte die ihnen benachbarten

Molecüle allmählich an, sodass die Organisation sich ausbreitet in jedem Momente ebenso nothwendig als wie die Lawine beim Fallen wächst."

„Wie ein Krystallstäubchen, das in ein mit gesättigter Lösung gefülltes Gefäss fällt, zu einem grossen regelmässigen Körper sich heranbildet, weil die bereits geordneten Theilchen die aus der Lösung angezogenen Molecüle ebenfalls wieder ordnen und in den festen Aggregatzustand überführen, so wächst der winzige Keim, eine vielleicht selbst mit dem Mikroskop nicht sichtbare, organisirte Molecülgruppe des Eies in dem Ei zum normalen Organismus aus. Freilich sind hier wie dort die ordnenden Kräfte sehr verschieden."

Pflüger nimmt also im Ei eine nur ausserordentlich kleine Menge wirklich wirksamer Substanz an, lässt dieselbe aber nicht morphologisch nachweisbar sein, sondern bezeichnet sie als „eine Summe von in meridialer Richtung polarisirten Molecülen, welche ein Gewicht haben, das von einerlei Ordnung ist mit dem Gewicht der festen Theile zweier Spermatozoen".

Die von Pflüger nur hypothetisch vorausgesetzte Substanz ist nun aber mit unseren Hülfsmitteln zu erkennen; sie ist die Kernsubstanz.

Wie ich schon in einem vorausgegangenen Aufsatz durchzuführen gesucht habe, verändert der befruchtete Kern bei den in Zwangslage befindlichen Eiern seine Lage und veranlasst hierdurch alle jene abnormen Theilungserscheinungen, welche Pflüger unter der Wirkung der Schwerkraft zu Stande kommen lässt.

An die Kernsubstanz also sind die Kräfte gebunden, durch welche die Organisation des Thieres bestimmt wird. Ob sich bei der Theilung die Kerne mit diesem oder jenem Theil der Dottersubstanz umgeben, ist nach den von Pflüger entdeckten Thatsachen der Isotropie nicht von Bedeutung. Es erscheint gleichgültig, ob bei der ersten Theilung der eine Kern sich mit der sogenannten animalen, der andere mit der vegetativen Dottersubstanz umhüllt oder ob beide Kerne sich in vegetative und animale Dottersubstanz in dieser oder jener Weise theilen. Jedesmal entsteht ein gleichgestalteter Embryo. Mit anderen Worten: Der Dotter ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsste.

Mit diesem Ergebniss treten wir in Gegensatz zu einer An-

schauung, die in den letzten 20 Jahren sich bei den embryologischen Forschern immer mehr festzusetzen begonnen hat.

Wir finden dieselbe am besten ausgesprochen durch His in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher [1]). Derselbe stellt in seinem zweiten Brief das Princip der organbildenden Keimbezirke auf. Er räth uns, den Säugethierkörper durch eine complicirte Reihe von Vorgängen auf seine elementare Form zurückzuführen, dadurch dass wir in Gedanken die einzelnen Organe ventralwärts aufschlitzen und flach ausbreiten. Wir würden als Endergebniss zwei Platten erhalten, welche längs einer als Axe zu bezeichnenden Linie zusammenhängen würden. Habe man die Flachlegung des Körpers der Art vorgenommen, fährt His fort, so sei es klar, „dass einestheils jeder Punkt im Embryonalbezirk der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organtheil entsprechen müsse, und dass anderntheils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage habe. Wenn wir die Anlage eines Theiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präcisiren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert, und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort räumlich zu bestimmen, ja wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das Princip der organbildenden Keimbezirke".

Wie sehr derartige Anschauungen schon in Fleisch und Blut übergegangen sind, zeigt uns nichts klarer als die Stellung, welche Born [2]) der von Pflüger entdeckten Isotropie des Eies gegenüber einnimmt.

„Das Wunderbare ist", schreibt er in seiner letzten Mittheilung

---

[1]) His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, 1874. pag. 18—19.

[2]) G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 8. 1884. Separatabdr. pag. 12.

über den Einfluss der Schwere auf das Froschei, „dass trotz der erheblichen Störungen in der Vertheilung des Eimaterials, die durch die Verlagerung der Eier herbeigeführt wird, sich doch schliesslich normale Quabben, die sich in nichts von den gewöhnlichen unterscheiden, entwickeln. Auch die Willkür, mit der man nach der PFLÜGER'schen Regel die Richtung der Medianebene ändern kann, macht das Problem der Entwicklung durchaus nicht leichter verständlich, denn die Sicherheit in der Vererbung nicht bloss der grossen Familiencharactere sondern der kleinsten Eigenthümlichkeiten der Art, ja des Individuum, hat immer dazu geführt, eine möglichst frühzeitige, specielle, örtlich feste Austheilung des Eimaterials je nach seinen zukünftigen Bestimmungen anzunehmen. — Die oben angeführten Erfahrungen erscheinen einer solchen Annahme nicht günstig; es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, zu zeigen, wie man trotzdem dem Grundproblem der Entwicklung näher kommen kann."

Wenn die Lehre, wie sie von HIS in obigen Sätzen entwickelt wird, sich allgemeinere Geltung verschaffte, so würden wir uns ohne Zweifel um einen grossen Schritt wieder der alten Evolutionstheorie genähert haben.

Einzelne Forscher stellen sich sogar ganz auf den Boden derselben, so LÖWE [1]) in seinem Werk: „Zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen". In demselben zieht er gegen die Epigenese zu Felde als ein entschiedener Anhänger der Evolutionstheorie. „Das Centralnervensystem", heisst es an einer Stelle, „beweist auf das Glänzendste die Richtigkeit der Evolutionstheorie allen anderen Entwicklungstheorien gegenüber". Denn „das Gehirn und das gesammte Nervensystem", von 3 mm langen Kaninchenembryonen, „ist in nuce nur ein, allerdings auf die einfachste Form reducirter, aber doch vollständiger Abklatsch des erwachsenen Zustandes". „Es muss das Gehirn irgend einer Chimära oder eines Petromyzon in nuce sämmtliche wichtigeren Theile des Menschenhirns in sich bergen".

Derartige Auffassungen nun sind endgültig widerlegt durch die Isotropie des Eies, durch die Thatsache, dass man durch künstliche Eingriffe an den verschiedensten Stellen der Dotteroberfläche ein Organ zur Entwicklung bringen und mit Willkür

---

[1]) L. LÖWE, Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen. Berlin 1880.

die Richtung der Medianebene des zukünftigen Embryo ändern kann. Auch spricht dagegen die Ueberlegung, dass sich die Organisation des Dotters während der Entwicklung mit jedem Augenblick verändert.

Im unbefruchteten Hühnerei sind die von His sogenannten organbildenden Bezirke der Keimscheibe kernlos und insofern sind sie etwas ganz anderes und gar nicht zu vergleichen mit den kernhaltigen Zellen, die nach dem Furchungsprocess an ihrer Stelle sich vorfinden. Im Vergleich zur Keimscheibe des unbefruchteten Eies hat die später vorhandene Zellenscheibe sehr bedeutende chemische Substanzveränderungen und Substanzumlagerungen durch den Kernbildungsprocess und die Vertheilung der Kerne erfahren. Das hat man früher viel zu sehr unberücksichtigt gelassen aus dem einfachen Grunde, weil man für Alles und Jedes nur das Protoplasma verantwortlich machte, sich aber um den Zellenkern dabei nicht kümmerte.

Drittes Kapitel.

Ueber das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen.

Unter dem Einfluss der Protoplasmatheorie von Max Schultze hatte man sich Jahrzehnte lang daran gewöhnt, als die eigentliche Lebenssubstanz das Protoplasma zu betrachten, da man an diesem allein eine Reihe der wichtigsten Lebensvorgänge beobachtet hatte. Dem Kern dagegen hatte man eine nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt und sich mit der morphologischen Definition desselben als eines Bläschens begnügt, von welchem man nicht anzugeben wusste, wozu es in der Zelle überhaupt da sei. Dieser Zustand änderte sich, als man die Rolle der Kerne bei der Befruchtung und die complicirten Erscheinungen bei der Theilung kennen lernte; man verschloss sich daher jetzt weniger als früher der Meinung, dass dem Kern eine wichtige Aufgabe im Zellenleben zufallen müsse. Welche Art dieselbe sei, habe ich in den vorhergehenden zwei Capiteln durch Begründung einer Befruchtungs- und Vererbungstheorie im Einzelnen festzustellen versucht.

Zur besseren Abrundung unseres Themas wird es jetzt noch

nöthig sein, das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen, kurz zu berühren.

Das Protoplasma vermittelt den Verkehr mit der Aussenwelt, indem sich in ihm die Ernährungsprocesse abspielen und es zur Gewebebildung in Beziehung steht; der Kern dagegen erscheint als das Organ der Fortpflanzung und Vererbung; das Nuclein ist eine Substanz, welche die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder überträgt und während der Entwicklung selbst von Zelle auf Zelle übertragen wird.

Gemäss ihrer verschiedenen Aufgabe werden wir beiden Substanzen, wie dies Nägeli für sein Idioplasma und Ernährungsplasma durchzuführen versucht hat, einen verschiedenen Grad innerer Organisation zuschreiben müssen. Wenn wir uns hierbei auf den Boden der Nägeli'schen Micellarhypothese stellen, können wir annehmen, dass sich die Micellen im Protoplasma in einem lockereren, in der Kernsubstanz in einem festeren Verbande befinden, dass ersteres weniger, letztere mehr organisirt ist. Folgende Thatsachen lassen sich zu Gunsten dieser Annahme verwerthen.

Auf einen lockeren Micellarverband können wir aus der Erscheinung der Protoplasmaströmung schliessen, bei welcher ja nothwendiger Weise die kleinsten Theilchen oder Micellen sich in den verschiedensten Richtungen und scheinbar regellos aneinander vorbei schieben müssen. Auf eine stabilere Anordnung der Micellen in der Kernsubstanz dagegen scheinen uns die Bewegungserscheinungen hinzuweisen, welche bei der Kerntheilung sowohl im Thierreich als im Pflanzenreich in ausserordentlich gesetzmässiger Weise immer wiederkehren: die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen aneinander gereihten Microsomen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbirung der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Vertheilung auf die Tochterkerne.

Wir schliessen uns hier einer von Roux [1]) aufgestellten Hypothese an, dass die Kerntheilung eine so complicirte ist, weil die Substanz sehr verschiedenartige Qualitäten in sich vereinigt. Nach ihm sind „die Kerntheilungsfiguren Mechanismen, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloss seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen". „Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die Theilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck,

---

[1]) W. Roux, Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. 1883.

von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen". Aus dem Umstand, dass für die Kerntheilung so complicirte Einrichtungen zur qualitativen Theilung getroffen sind, welche für den Zellenleib fehlen, schliesst ROUX wohl mit Recht rückwärts, „dass der Zellenleib in viel höherem Maasse durch Wiederholung gleich beschaffener Theile gebildet wird als der Kern", und er folgert daraus, „dass für die Entwickelung des Embryo, sowie vielleicht auch für das Regenerationsvermögen der niederen Thiere der Kern wichtiger ist als der Zellenleib, eine Folgerung, welche in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ergebnissen über den Vorgang der Befruchtung steht".

Auch STRASBURGER [1]) findet, dass „die ROUX'sche Hypothese auf den ersten Blick viel Wahrscheinlichkeit habe. Denn sicher sei es auffällig, dass sich der Zellenleib in so einfacher Weise halbire, während der Kern so complicirte Theilungsvorgänge durchmache. Es liege somit nahe, in den Zellenkern zahlreiche zu halbirende Qualitäten zu verlegen und ihn zum Träger der specifischen Eigenschaften des Organismus zu machen".

Bei der Annahme einer festeren Organisation der Kernsubstanzen erscheinen die embryonalen Processe, welche sich zunächst an die Befruchtung anschliessen, in einem ganz neuen Licht. Als das wesentlichste und wichtigste bei denselben betrachte ich die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz.

Während dieselbe in der eben befruchteten Eizelle im Keimkern nur in ausserordentlich geringer Quantität vorhanden ist, hat sie oft schon nach wenigen Stunden eine Zunahme um das hundertfache und mehr erfahren. Am auffälligsten ist dies in solchen Fällen, wo, wie bei vielen Eiern der Arthropoden, die Zelltheilung Anfangs unterbleibt und die Kernvermehrung das einzige ist, was am Beginn der Embryonalentwicklung überhaupt stattfindet.

Die Zunahme der Kernsubstanz kann nur auf Kosten des Protoplasma geschehen, da die Eizelle als ein in sich abgeschlossener Organismus von Aussen nur Wärme, Licht und Sauerstoff

---

[1]) ED. STRASBURGER, Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884 pag. 57.

bezieht. Die Zunahme erfolgt, wenn wir die Hypothese vom Bau der Zellsubstanzen weiter ausführen, wahrscheinlich so, dass die in loserem Zusammenhang befindlichen Micellgruppen des Protoplasma, indem sie vielleicht auch chemische Umänderungen erleiden, in die festere Micellarstructur des Kerns vor und während seiner Theilung eingefügt werden.

Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie viel Eimaterial während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungetheilte Eizelle mit der aus der Eihaut ausschlüpfenden Larve eines Echinoderms. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen Tausendsten Theil des Eies und bei sehr dotterreichen Eiern sogar nur einen geringen Bruchtheil eines Millionstel Theils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasma so zugenommen, dass sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesammtmasse der Larve ausmacht.

Im Vergleich zu dieser mit complicirten Kernstructuren einhergehenden Vermehrung der Kernsubstanz erscheint die embryonale Zerlegung des Dotters in Theilstücke als ein ungleich gröberer und minder bedeutungsvoller Process.

Ich benutze hier die Gelegenheit, um eine Meinung zu beleuchten und zu widerlegen, welche kürzlich von Brass[1]) in seinen biologischen Studien leichthin aufgestellt worden ist. Brass bezeichnet die färbbare Substanz des Kerns oder das Chromatin als secundär in die Zelle eingelagertes, für das Leben derselben unter Umständen nicht absolut nothwendiges Nahrungsmaterial; er nennt es einen Stoff, der dazu diene, von dem Zellorganismus unter allen Umständen verbraucht zu werden, der geradezu ein Reservestoff sei zur Unterstützung der Funktionen des Kernes während einer Zeit, wo dieser nicht in der Lage ist, selbst von aussen neues Nahrungsmaterial aufzunehmen. Das Chromatin verhalte sich zur Zelle ähnlich, wie sich der Darminhalt und der Chylus bei einem Wirbelthiere zum Organismus des letztern verhalte; es diene zum Lebensunterhalt, sei aber kein lebender activer Theil! Das farblose Plasma übe alle Functionen der Zelle aus".

Ich frage, wie verträgt sich diese neue auftauchende Meinung

---

[1]) A. Brass, Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1884. Heft II pag. 137 etc.

Derselbe, Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle. Zoologischer Anzeiger 1883 pag. 681.

mit der eben besprochenen Thatsache, dass das ursprünglich nur in Spuren vorhandene Chromatin während der Embryonalentwicklung, wo keine Nahrung von aussen aufgenommen wird, so ausserordentlich zunimmt, mit der Thatsache, dass bei der Befruchtung sich zwei Chromatinsubstanzen vereinigen?

Aber für Brass ist seine Meinung schon mehr als eine wissenschaftliche Hypothese, selbst mehr als eine Theorie, es handelt sich für ihn schon um eine Thatsache, welche einem Jeden, der sehen will, „das Mikroskop täglich und stündlich lehrt.“

Ich kann an dieser Stelle nicht ausführlich die Beobachtungen erörtern, welche Brass als Argumente anführt, nur einer Beobachtung will ich erwähnen, um an ihr zu zeigen, wie Brass bei der Beurtheilung mikroskopischer Bilder verfährt.

Derselbe beschreibt, dass an den grossen Keimbläschen von Eizellen an bestimmten Stellen derselben oder über die gesammte Oberfläche eigenthümliche Fortsätze zerstreut liegen, welche sich auf Schnitten von conservirtem Material als vielgestaltige kurze Pseudopodien darstellen, welche aber an lebenden Kernen in fortwährend wechselnden Gestalten auftreten; „diese Pseudopodien haben nun den Zweck, aus dem umliegenden Nährplasma entweder auf osmotischem Wege chromatische Substanz aufzunehmen oder direct auf mechanischem Wege solch' vorgebildete zu umfliessen.“

Nach meinen Erfahrungen sind unveränderte Keimbläschen fast stets mit glatter Kugeloberfläche versehen. Die von Brass beschriebenen Pseudopodien sind Auszackungen und Faltungen, die durch Schrumpfung in Folge der Einwirkung erhärtender Reagentien hervorgerufen und einem Jeden, der Schnitte durch erhärtete Eizellen angefertigt hat, bekannt sind.

Es wäre doch zu wünschen, dass Theorieen, „welche“, wie Fraisse [1]) sich ausdrückt, „so ziemlich alle unsere bisherigen Anschauungen über die Zelle, das Protoplasma etc. in's Schwanken bringen,“ auf etwas besseren Beobachtungen beruhten, zumal wo ihr Urheber vorgiebt, auch in der Untersuchungsmethodik reformirend aufzutreten.

Wir kehren nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück! —

---

[1]) Fraisse, Brass und die Epithelregeneration. Zoologischer Anzeiger 1883. pag. 683.

Die Substanzen von lockerer und festerer micellarer Organisation müssen in der lebenden Zelle, da dieselbe ein Elementarorganismus ist, selbstverständlicher Weise in eine Wechselwirkung zu einander treten. Dieselbe offenbart sich uns am meisten bei den Vorgängen der Befruchtung, der Strahlenbildung, der Kern- und der Zelltheilung, während zu anderen Zeiten der Kern scheinbar als passiver Theil im Protoplasma zu ruhen scheint. Bei der näheren Feststellung der Wechselwirkung aber, welche zwischen Protoplasma und Kern stattfindet, gehen die Ansichten der Forscher wieder weit auseinander.

Einige Forscher, an den Anschauungen der Max Schultze'schen Protoplasmatheorie festhaltend, wollen für alle Lebensvorgänge und namentlich für alle Bewegungserscheinungen in der Zelle nur das Protoplasma verantwortlich machen. So sollen bei der Befruchtung Ei- und Spermakern durch Bewegungserscheinungen des Protoplasma bis zur gegenseitigen Berührung auf einander zugeschoben werden. So soll auch für die Kerntheilung das Protoplasma ebenso wie für die Zelltheilung das Maassgebende und Leitende sein. In ihm sollen die Attractionscentren bei der Theilung auftreten und nicht an den Enden des gestreckten Kerns. Andere Forscher dagegen sehen neben dem Protoplasma auch in den Kernsubstanzen active Theile, welche sich namentlich bei der Befruchtung und Theilung bethätigen und hierbei sogar auf das Protoplasma einen bestimmenden Einfluss gewinnen.

Wenn wir auf die Deutung der Einzelerscheinungen näher eingehen, so scheinen mir die Befruchtungsvorgänge am wenigsten Schwierigkeiten zu bereiten. Es ist hier die Frage zu entscheiden, ob Spermakern und Eikern gleichsam als passive Theile nur vermöge zweckmässiger Bewegungen des Protoplasma bis zur Vereinigung auf einander zugeschoben werden, oder ob sie sich aufsuchen vermöge fernwirkender Kräfte, die in ihrer eigenen Substanz ruhen und sich in einer wechselseitigen Anziehung äussern.

Im ersteren Falle ist die Zweckmässigkeit der Protoplasmabewegungen, welche die Kerne in gerader Richtung zusammenführen, an sich schwer zu verstehen. Auch lassen sich wohl folgende Beobachtungen dagegen geltend machen.

Bei Eiern, die vor der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, bleibt der Spermakern in der Oberfläche des Dotters bewegungslos liegen, bis zu dem Moment, in welchem der Eikern entstanden ist. Da nun das Protoplasma das nämliche geblieben ist, so erscheint es unbegreiflich, warum es nicht von Anfang an

den Spermakern fortbewegt hat. Lassen wir dagegen vom Kern ausgehende Kräfte auf einander einwirken, so ist es selbstverständlich, dass der Spermakern so lange nicht in Action treten kann, als sich nicht der ihm entsprechende Eikern entwickelt hat. Die anfängliche Ruhe und das darauf folgende Inkrafttreten des Spermakerns erklärt sich daraus, dass in Folge der bei der Eireife stattfindenden Veränderungen der weibliche Kern überhaupt erst befruchtungsfähig geworden ist.

Ferner bereiten die Verhältnisse der Polyspermie Schwierigkeiten, wenn wir den Anstoss zur Bewegung in das Protoplasma verlegen. Denn warum werden dann durch dasselbe nicht die mehrfach eingedrungenen Spermakerne auch unter einander zusammengeführt? Nehmen wir dagegen einen geschlechtlichen Gegensatz zwischen den Kernen an, dann ist es nicht mehr auffällig, warum die Spermakerne sich gegenseitig meiden, dagegen den Eikern aufsuchen.

Einen Beweis dafür, dass der Kern als die höher organisirte Substanz ein eigenes Kraftcentrum in der Zelle darstellt, sehe ich auch in dem Auftreten der Protoplasmastrahlung. Wenn wir wahrnehmen, dass Protoplasmatheilchen sich um einen gegebenen Mittelpunkt in radiären Bahnen anordnen, dass die radiäre Anordnung zuerst nur in nächster Nähe des festen Mittelpunktes beginnt und von da sich auf immer grössere Entfernung ausdehnt, indem an die bereits radiär gerichteten Plasmatheilchen sich immer neue in radiärer Richtung ansetzen, so werden wir nach einer im Centrum der Strahlung gelegenen Substanz suchen, welche als Attractionscentrum wirkt und die Strahlenerscheinung verursacht. Protoplasma kann dieselbe nicht sein, da doch die anziehende von der angezogenen Substanz verschieden sein muss. Man müsste also annehmen, dass im Protoplasma, abgesehen vom Kern, noch eine besondere Substanz vorhanden sei, welche unter bestimmten Bedingungen als Attractionscentrum wirke. Diese Annahme würde indessen vollständig in der Luft schweben. Viel näher liegt es, die Ursache für die Strahlenbildung in der Spermasubstanz zu suchen, da unmittelbar nach geschehener Befruchtung sich um den Samenfadenkopf eine Strahlung bildet und sich mit ihm nach dem Eikern zu bewegt.

Man hat zwar dagegen eingewandt, dass die färbbare Spermasubstanz, wie Flemming am genauesten beschrieben hat[1]), nicht

[1]) Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX.

genau das Centrum der Strahlung einnehme, sondern etwas ausserhalb derselben an der dem Eikern abgewandten Seite liege, dass die Strahlung daher dem Spermakern vorauswandere und ihn gleichsam als passiven Theil nach sich ziehe.

An der Richtigkeit der Beobachtungen, von welchen ich mich selbst überzeugt habe, ist nicht zu zweifeln. Doch scheint mir der Sachverhalt, soweit ihn mein Bruder und ich neuerdings haben feststellen können, ein noch complicirterer zu sein.

Der Kopf der Samenfäden setzt sich nämlich aus 2 verschiedenen Substanzen zusammen, welche ich als Nuclein und Paranuclein unterscheide. Ersteres bildet bei den Seeigeln die Spitze des Kopfes, letzteres den von SELENKA [1]) sogenannten Hals. Das eine tingirt sich in Farbstoffen stark, das letztere nicht. Sowohl FLEMMING [2]), als auch mein Bruder und ich haben nun öfters beobachtet, dass der Kopf des Samenfadens bald nach seinem Eindringen in den Dotter eine Drehung erfährt, so dass das sogenannte Halsende dem Centrum des Eies zugekehrt wird. An diesem bildet sich die Strahlung, während die aus Nuclein bestehende Spitze excentrisch zu ihr liegt. Ich habe wiederholt den Eindruck gewonnen, wenn es mir auch nicht geglückt ist, klare Bilder zu erhalten, als ob das Paranuclein als feines Stäbchen bis in das Centrum der Strahlung hineinreiche. Wenn dies richtig ist, dann würde das Paranuclein, welches sich wegen seiner geringen Menge und da es nicht tingirbar ist, im Dotter der Beobachtung leicht entzieht, das Attractionscentrum sein.

Ausser der Spermastrahlung gibt es noch andere Strahlenbildungen, welche bei der Kerntheilung entstehen und nach meiner, auch schon früher geäusserten Meinung ebenfalls durch Kräfte, die vom Kern ausgehen, hervorgerufen werden. Die Strahlungen bilden sich an den zwei Polen der Kernspindel oder der achromatischen Figur FLEMMING's. Sie können daher nicht zur färb-

---

1) E. SELENKA, Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.

2) FLEMMING bemerkt hierüber: „Auffallend ist es, dass der Kopf keineswegs immer mit seiner Spitze, d. i. dem Vorderende, nach dem Centrum des Eies gekehrt liegen bleibt, häufig liegt er schräg, und oft sogar umgedreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht, wie ein solcher Fall gerade in Fig. 1 Taf. I gezeichnet wurde“ (W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. Archiv für mikroskop. Anat. Band XX pag. 17).

baren Kernsubstanz (Chromatin oder Nuclein), welche ausserhalb ihres Bereiches liegt, in ursächlicher Beziehung stehen. Dagegen findet sich an den Enden der Spindel eine geringe Quantität wenig tingirbarer, aber vom Protoplasma unterscheidbarer Substanz angehäuft (die Polarsubstanz oder das Polkörperchen). Diese besteht meinen Beobachtungen nach aus Paranuclein, über welches ich an anderer Stelle ausführlicher zu handeln denke.

Es würden also, wenn unsere Anschauung richtig ist, die bei der Befruchtung und Zelltheilung auftretenden Strahlungen des Protoplasma eine gemeinsame Ursache in der Anwesenheit ein und derselben Substanz haben.

Wenn ich die Kräfte, welche die Kern- und Zelltheilung beherrschen, in den Kern selbst verlege, will ich hierbei eine Mitwirkung des Protoplasma durchaus nicht ausgeschlossen haben, im Gegentheil glaube ich, dass ein sehr complicirtes Wechselverhältniss vorliegt. Um die Vorstellung, welche ich mir hierüber gebildet habe, klar zu machen, finde ich sehr geeignet, den Vergleich des sich theilenden Kerns mit einem Magneten, der in Eisenfeilspähne getaucht ist. Ich würde auf diesen schon öfters gebrauchten Vergleich hier nicht zurückkommen, wenn ich nicht glaubte, ihm eine neue Seite abgewinnen zu können.

Wie der Magnet aus regelmässig angeordneten Theilchen zusammengesetzt ist, unter deren Einfluss auch die gewöhnlichen Eisenfeilspähne polarisirt werden, ebenso zeigt unserer Hypothese nach der Kern einen festeren Micellarverband, welcher bei der Zelltheilung eine umlagernde Wirkung auf die nur locker gruppirten Micellen des Protoplasma ausübt. Wie der Magnet in seiner Stellung durch benachbarte Eisenmengen beeinflusst wird, indem er durch solche aus seiner Richtung bekanntlich abgelenkt werden kann, so wird auch die Lage des sich theilenden Kerns, wie ich in einem früheren Heft dieser Studien[1]) glaube bewiesen zu haben, durch die Massenvertheilung des Protoplasma bestimmt, indem seine beiden Attractionscentren stets in die Richtung der grössten Massenansammlung des Protoplasma zu liegen kommen.

Ich brauche wohl nicht hinzu zu fügen, dass, wenn ich mich des angeführten Vergleichs bediene, ich nicht damit gesagt haben

---

[1]) Oscar Hertwig, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena, Gustav Fischer. 1884.

will, dass wir es in beiden Fällen mit den gleichen physikalischen Kräften zu thun haben müssen. Aber ich glaube, dass der Vergleich am besten zur Veranschaulichung dessen beiträgt, wie ich mir das Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma vorstelle. Mögen uns weitere Untersuchungen darüber in Zukunft noch sichereren Aufschluss bringen.

Jena, Anfang October 1884.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Experimentelle Untersuchungen

über

die Bedingungen

der

Bastardbefruchtung.

Von

Dr. Oscar Hertwig, und **Dr. Richard Hertwig,**

o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Jena

o. Professor der Zoologie an der Universität München.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1885.

Um die Erscheinungen des Zellenlebens verstehen zu lernen, kann man zwei Methoden der Untersuchung anwenden, welche beide für die Lösung des Problems von gleicher Bedeutung sind, indem sie sich gegenseitig fördern und ergänzen. Die eine ist die Methode der vergleichenden Beobachtung, man könnte auch sagen, die Methode der Morphologie, da sie vorwiegend von morphologischer Seite geübt und ausgebildet wird, die andere dagegen ist die Methode der experimentellen Untersuchung, die physiologische Methode, insofern speciell die moderne Physiologie sich ihrer mit Vorliebe bedient.

Die erstgenannte Methode stellt sich zur Aufgabe, durch sorgfältige Beobachtungen die in der Natur gegebenen Thatsachen zu registriren und durch Vergleich derselben das Wichtige und Gesetzmäfsige in ihnen zu ermitteln. — Für das Studium der Zellen hat sie zu reichen Ergebnissen geführt. Wir sind durch sie über den Verlauf der Zelltheilung, über das Wesen der Befruchtung, über die zwischen Kern und Protoplasma bestehende Wechselwirkung in hohem Grade aufgeklärt worden. Nicht selten wurde sogar in den causalen Zusammenhang der Erscheinungen ein Einblick gewonnen. Denn in der Natur kehren dieselben Grunderscheinungen, je nach den wechselnden, äufseren Bedingungen, unter denen sie verlaufen und durch die sie modificiert werden, in den verschiedensten Bildern wieder. So führt uns die Natur selbst gleichsam Experimente vor das Auge, deren einzelne Factoren sich durch vergleichende Beobachtung recht gut ermitteln und in ihrer Wirkungsweise abschätzen lassen.

Die zweite oder die experimentelle Methode der Untersuchung

1

unterscheidet sich von der soeben genannten hauptsächlich dadurch, dass der Beobachter selbst die Factoren einführt, welche auf den Verlauf der Erscheinungen abändernd einwirken sollen. Ihr schreibt man im Allgemeinen — wenn auch nicht immer mit Recht — eine gröfsere Beweiskraft und Tragweite zu.

Auch mit dieser Methode hat man in der Neuzeit schöne Resultate erzielt, und noch reichere Ausbeute steht wohl in Aussicht. Denn wie uns scheint, kann die Untersuchung der Lebenserscheinungen der Zellen, welche bei der rein morphologischen Behandlungsweise sich in der Neuzeit allzu sehr in die nebensächlichen Details zu verlieren droht, von Seiten des Experiments neue Impulse gewinnen.

Auf dem Zellgebiete liegen bei näherer Prüfung besonders günstige Bedingungen für experimentelle Untersuchungen vor. Solche scheinen uns vor allen Dingen in den Entwicklungserscheinungen gegeben, welche sich bei der Reife, Befruchtung und Theilung der Eier abspielen, vorausgesetzt, dafs man sich dabei an geeignete Objecte hält, wie besonders an die Eier der meisten Echinodermen und vieler Würmer.

Befruchtung und Theilung der Eier sind Vorgänge, die sich durch eine grosse Gesetzmässigkeit auszeichnen, deren Verlauf zugleich aber nicht in dem Maasse befestigt ist, dass er nicht durch äussere Einwirkungen abgeändert werden könnte. Welcher Art die Kräfte sind, welche die Regelmässigkeit des Verlaufs bedingen, lässt sich ermitteln, wenn man sie durch entgegengesetzt wirkende Einflüsse zu compensiren sucht oder durch lähmende Agentien mehr oder minder vollständig ausschaltet.

So haben Pflüger, Born, Roux, Rauber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Eier zu ermitteln gesucht, zum Theil, indem sie die Schwerkraft in abnormer Weise auf die Eier einwirken liessen, zum Theil, indem sie durch Anwendung von Centrifugalapparaten die Wirkungsweise derselben aufhoben.

Auch wir haben vor Jahresfrist eine Reihe experimenteller Untersuchungen begonnen, welche wir in der Folgezeit fortzusetzen gedenken. Wir haben zunächst das Gebiet der Befruchtungsvorgänge gewählt mit Rücksicht auf das ganz hervorragende Interesse, welches ihm zukommt, und mit Rücksicht darauf, dass an die in den letzten Jahren festgestellten morphologischen Thatsachen das physiologische Experiment recht gut anknüpfen kann.

Wie zuerst Oscar Hertwig nachgewiesen hat, beruht das Wesen der Befruchtung nicht allein in der vollständigen Verschmel-

zung geschlechtlich differenzirter Zellen, sondern vor allen Dingen auch in einer Verschmelzung der beiderseitigen Zellkerne. Die letztere scheint sogar der Hauptzweck der Befruchtung zu sein.

Zum normalen Verlauf gehört dann noch zweierlei: 1) dass beiderlei Sexualproducte von Thieren der nämlichen Art abstammen, 2) dass in ein Ei auch nur ein Spermatozoon eindringt.

Es können daher nach 2 Richtungen hin Abweichungen von der Norm stattfinden: Erstens, es können viele Spermatozoen in das Ei eindringen. Wir nennen diese Abnormität Polyspermie der Eizelle. Zweitens; es kann die Befruchtung durch ein Spermatozoon einer anderen Thierspecies vollzogen werden; das wäre dann Bastardbefruchtung.

In der Eizelle, vielleicht auch in der Samenzelle, müssen Kräfte thätig sein, welche diese Abnormitäten zu verhindern streben. Um nun aber zu erfahren, welcher Art diese Kräfte sind, muss man durch künstliche Einflüsse Bedingungen herstellen, unter denen Polyspermie und Bastardirung möglich sind, unter denen somit jene Kräfte aufgehoben werden.

In dem vorliegenden Heft wollen wir uns zunächst mit der Bastardirungsfrage beschäftigen. Dieselbe ist im Anschluss an Darwinistische Probleme viel erörtert, trotz alledem aber methodisch noch wenig bearbeitet worden. Streng genommen ist dieselbe in ihrer jetzigen Fassung überhaupt keine einheitliche, wissenschaftliche Frage, sondern ein ganzes Convolut von Fragen.

Kreuzung verschiedener Arten kann durch sehr verschiedenartige Ursachen, wie namentlich durch Darwin schön auseinander gesetzt worden ist, vereitelt werden. Daher gelangt man zu einer klaren und einheitlichen Fragestellung erst dann, wenn man alle secundären, eine Kreuzbefruchtung verhindernden Momente ausser Acht lässt und sich auf die Bastardirungsfähigkeit der Sexualproducte beschränkt, d. h. wenn man nur die Fälle berücksichtigt, in denen das Zusammentreffen der Eier und des männlichen Samens auf natürlichem oder künstlichem Wege herbeigeführt werden kann und die Kreuzungsfähigkeit allein von den Eigenschaften der Geschlechtszellen abhängt.

Diese Fälle, auf welche sich unsere gegenwärtigen Untersuchungen allein beziehen, sind auch ohne Zweifel die interessanteren, da sich uns bei ihrem Studium wichtige Eigenschaften der Zelle zu erkennen geben.

Auch sind sie schon Gegenstand experimenteller Untersuchungen geworden, von denen wir hier nur kurz die Arbeiten von

Pflüger und Born namhaft machen und dabei hervorheben wollen, dass wir später noch Gelegenheit finden werden, auf den Inhalt derselben genauer einzugehen.

Unsere eigenen Untersuchungen wurden durch eine zufällig gemachte Beobachtung in eine bestimmte Bahn gelenkt. Als wir Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten von Seeigeln vornahmen, war es uns an einem stürmischen Tage nicht möglich, frisches Material zur Untersuchung zu erhalten. Wir benutzten daher Eier von Strongylocentrotus lividus, die vom vorhergegangenen Tage unbefruchtet in einem Schälchen mit Meerwasser aufgehoben worden waren, und kreuzten sie mit Samen von Sphaerechinus granularis. Zu unserer grossen Überraschung beobachteten wir jetzt, dass nicht wie in den früher vorgenommenen Versuchen nur einzelne Eier, sondern der weitaus grösste Theil befruchtet wurde und sich entwickelte. Wir vermutheten sogleich, es möchte dies abweichende Resultat bedingt sein durch eine herabgesetzte Lebensenergie der Eier, welche eintreten muss, wenn dieselben längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser verweilen. Wir entschlossen uns daher, die durch jene zufällig gemachte Beobachtung angeregte Frage sogleich durch eine Reihe von Experimenten zu prüfen und konnten so die interessante Thatsache feststellen, dass durch das Liegen im Wasser Veränderungen der Eizelle vor sich gehen, welche die Bastardirung begünstigen.

Es ist das selbstverständlich nur ein besonderer Fall aus einer ganzen Reihe von Erscheinungen, auf welche wir zum Theil schon gelegentlich Rücksicht genommen haben, zum Theil ausführlicher noch zurückkommen werden. Denn wir gedenken später die Fragestellung zu erweitern, in wie weit äussere Einflüsse die Befruchtungsfähigkeit der Eizelle alteriren. Auf diesem Wege wird es möglich sein, so hoffen wir, in die Physiologie der Befruchtung tiefere Einblicke zu gewinnen.

Unsere Untersuchungen wurden während der Osterferien 1884 ausgeführt und zwar der Hauptsache nach in Sorrent, nachdem wir zuvor schon einige orientirende Beobachtungen in La Specia gesammelt hatten. Leider konnten wir ihnen nur 14 Tage widmen, da die Ferien zu Ende gingen. Noch mehr hatten wir zu beklagen, dass wir unter ungünstigen äusseren Verhältnissen zu leiden hatten. Da wir anfangs beabsichtigt hatten, in der zoologischen Station zu Neapel zu arbeiten, hatten wir von Spezia aus einen Theil unserer Ausrüstung zurückgesandt. In Neapel ange-

langt hielten wir uns aber daselbst nur drei Tage auf und wählten das nah gelegene Sorrent, um unsere Studien fortzusetzen. Hier fanden wir nur unvollkommene Gelegenheit, das Fehlende in der Ausrüstung zu ergänzen. Nun kann man ja in den meisten Fällen am Meer mit wenig Arbeitsgeräth auskommen. Untersuchungen über Bastardirung machen dagegen einen umfangreicheren Apparat mindestens wünschenswerth, da man gezwungen ist, viele Thiere am Leben zu erhalten und viele Entwicklungsreihen anzusetzen und während längerer Zeit zu züchten.

Aus naheliegenden und auch schon früher erörterten Gründen bedienten wir uns der Echinodermeneier und zwar da die Seesterne sämmtlich keine reifen Sexualproducte hatten, der Eier der Seeigel. Von denselben standen uns 4 Arten zur Disposition. Strongylocentrotus (Toxopneustes) lividus und Echinus mikrotuberculatus, Sphaerechinus granulosus und Arbacia pustulosa (Echinocidaris aequituberculata). Die erste und die zuletzt genannten Arten sind in Sorrent sehr häufig und werden von den Fischern für Weibchen und Männchen derselben Art gehalten; etwas seltener sind die grossen Sphaerechinus granularis, doch immerhin noch leicht in ausgiebiger Menge zu erhalten. Der kleine Echinus mikrotuberculatus wurde uns dagegen nur einmal in 20 Exemplaren gebracht, deren Geschlechtsorgane noch nicht auf der Höhe der Reife angelangt waren, was die Verwerthung des Materials behinderte. In Spezia dagegen hatten wir uns die Thiere selbst an den Pfählen der Badeanstalt in reichlicher Menge verschaffen können und fanden sie daselbst in der Reife weiter vorgeschritten.

Wenn es irgendwie möglich war, benutzten wir zu unseren Experimenten frisch eingefangene Thiere. Denn so sehr auch die Seeigel lebenszäh sind, so leiden die Sexualproducte doch in der Gefangenschaft, da die Thiere durch die reichlichen Faecalmassen, welche sie entleeren, das Wasser verpesten. Hält man aber die Thiere ausser Wasser in feuchtem Tang verpackt, so können die Excremente nicht entleert werden, und das in der Körperkapsel befindliche Wasser wird rasch übelriechend.

Schliesslich hätten wir noch über die Cautelen zu berichten, deren wir uns bedient haben, um zu verhüten, dass bei den Kreuzbefruchtungen nicht Verunreinigungen mit dem Sperma derselben Art die Resultate trübten. In erster Linie ist hier die grösste Reinlichkeit bei der Handhabung der Instrumente unbedingtes Erforderniss. Daher wurde jedes Instrument vor und nach seinem Gebrauch jedesmal in Süsswasser sorgfältig abgewaschen. Wir liessen

es dabei durch 2 Gefässe mit Süsswasser gehen; im ersten wurde das Meerwasser abgespült, im zweiten, dessen Inhalt bei dem befolgten Verfahren mit Meerwasser so gut wie gar nicht verunreinigt werden konnte, wurden die Instrumente darin einige Zeit belassen. Der Umstand, dass Süsswasser auf die Zellen der meerbewohnenden Thiere einen äusserst verderblichen Einfluss ausübt, und, wie wir uns durch besondere Versuche überzeugt haben, auch die Samenfäden rasch abtödtet, erleichtert alle Versuche über Kreuzung bei Meerthieren wesentlich im Vergleich zu den Versuchen mit Land- und Süsswasserbewohnern. Desgleichen wurden selbstverständlicher Weise auch die Gläser, Porcellanschalen und Uhrgläschen vor der Benutzung behandelt und die Hände mit Seife und Süsswasser gewaschen, bei jeder Gelegenheit, wo eine Uebertragung von Sperma durch sie möglich schien.

Zweitens suchten wir so gut wie ganz die Verwendung von Metallinstrumenten zu vermeiden, da diese rasch sich oxydiren und schwieriger zu reinigen sind; dagegen gebrauchten wir fast ausschliesslich zugespitzte Glasröhren, um Sperma und Eier zu mischen.

Wenn wir von den zur Uebertragung dienenden Instrumenten absehen, so waren noch zwei weitere Fehlerquellen zu vermeiden. Einmal konnte das Meerwasser, welches zum Ansetzen der Kultur diente, von Anfang an Spermatozoen enthalten. Wir schöpften daher meist selbst in einem gut gereinigten Glas Seewasser von der Oberfläche des Meeres jeden Tag mehrmals; aus diesem Glas durfte Wasser nur durch Ausgiessen oder mit Hilfe einer Röhre, welche zu keinem andern Zwecke diente, entnommen werden. Dass übrigens im Wasser keine Spermatozoen enthalten waren, ging auch noch daraus hervor, dass die Eier in ihm sich nicht entwickelten, so lange nicht zum Zweck des Experiments Sperma hinzugefügt worden war.

Eine andere Fehlerquelle könnte dadurch hervorgerufen werden, dass die Oberfläche eines Thieres mit Spermatozoen einer anderen Art verunreinigt ist. Deshalb ist es gut, jedes Thier vor dem Gebrauch wiederholt gründlich abzuspülen oder, was noch besser ist, das Thier zu öffnen und das Sperma, resp. die Eier, den Geschlechtsorganen zu entnehmen.

Unter Anwendung der besprochenen Cautelen verfuhren wir nun folgendermaassen. Wir übertrugen mit Hilfe eines Glasrohrs von ein und demselben Weibchen eine grosse Quantität Eier, die entweder spontan oder durch Druck auf den Eierstock ent-

leert worden waren, in ein grösseres Gefäss mit reinem Meerwasser, welches bedeckt und dadurch vor Verunreinigung und Verdunstung geschützt wurde. Nach einiger Zeit versicherten wir uns durch Beobachtung unter dem Microscop, dass sämmtliche Eier unbefruchtet waren, dann entnahmen wir in Intervallen von 2—3 Stunden Eier aus dem Gefäss und befruchteten dieselben mit Sperma von einem Männchen anderer Art. Die Spermaflüssigkeit wurde jedesmal frisch bereitet, indem ein Tropfen Sperma aus dem Hoden oder dem Vas deferens entnommen und mit reinem Seewasser stark verdünnt wurde. Fast stets wurde darauf Bedacht genommen, dafs männliche Thiere derselben Art nicht auf dem Arbeitstisch oder überhaupt nicht im gleichen Arbeitszimmer waren. Controlbefruchtungen der Eier mit Sperma derselben Art wurden stets in grosser Entfernung vom Arbeitstisch vorgenommen, und dann wurde das zum Befruchten verwandte Glasröhrchen mit besonderer Aufmerksamkeit gereinigt.

Bei den Echiniden hat man übrigens noch ein Mittel an der Hand, um auch später festzustellen, ob etwa erzielte Befruchtungen Kreuzbefruchtungen sind oder nicht. Es fällt sehr leicht, aus den Eiern die Pluteusformen zu ziehen; da diese nun für die einzelnen Arten charakteristisch sind, so wäre es wohl denkbar, dass die durch Bastardirung gezüchteten Pluteusformen gemischte Charaktere besässen. Wir haben nach dieser Richtung leider keine Beobachtungen sammeln können, da wir in der Zeit zu beschränkt waren.

Für das Verständniss des Folgenden schicken wir noch einige Worte über bemerkenswerthe und bei den Experimenten zu beachtende Begleiterscheinungen der Befruchtung voraus.

Wenn man mit frischen kräftigen Eiern und frischem kräftigem Sperma operirt, so ist das erste Zeichen eingetretener Befruchtung, dafs sich rings vom Dotter die Dotterhaut weit abhebt. Wir lassen es dabei dahingestellt, ob dieselbe bei der Befruchtung neu gebildet wird (Fol), oder als dünnes Häutchen schon vorhanden war und nur eine Verdickung erfährt (Eberth) oder endlich von Anfang an vorhanden war und nur dadurch deutlich wird, dass sich das Protoplasma des Eies von ihr zurückgezogen hat. Wir halten uns an die Thatsache, dass beim befruchteten Ei die Dotterhaut von der Oberfläche des Dotters durch einen weiten Zwischenraum getrennt ist. Unter normalen Verhältnissen kann man dann sicher sein, dass stets nur 1 Spermatozoon eingedrungen ist.

Bei längerem Liegen der Eier wird die Abhebung der Dotter-

membran, wie schon bekannt ist, wesentlich verlangsamt; man findet sie stellenweise blasenartig emporgewölbt, während sie an anderen Stellen noch anliegt, bis endlich der normale Zustand langsam erreicht wird. Dies führt uns zu Fällen, wo man auf den ersten Blick vermuthen möchte, die Loslösung der Dotterhaut sei ganz unterblieben, wo aber eine nähere Prüfung uns eines Besseren belehrt. Man findet dann die Dotterhaut ringsum abgelöst, aber durch einen so minimalen Spalt von der Eioberfläche getrennt, dass man ihn leicht ganz übersieht. Die Eier unterscheiden sich von unbefruchteten nur durch ihre eigenthümlich scharfe Contourirung. Auch sie enthalten in ihrem Inneren nur einen einzigen Spermakern.

Wenn die Eier 1 bis 2 Tage im Meerwasser gelegen haben, so sind sie in der Regel noch nicht abgestorben, sondern sehen noch wie frisches Material aus. Bei Zusatz von lebenskräftigem Samen indessen hebt sich keine Membran vom Dotter ab; im Inneren desselben bemerkt man nach Verlauf von 10 bis 20 Minuten zwei, drei und mehr Strahlungen, die vom Eindringen entsprechend vieler Spermatozoen herrühren. In Folge der Polyspermie treten unregelmässige Theilungen und Zerklüftungen der Eizelle und schliesslich Stillstand der anomalen Entwicklung und Zerfall ein.

Nach unseren Erfahrungen lassen sich bestimmte Angaben über die Zeitintervalle, in welchen nach vorgenommener Entleerung der Eier die eben skizzirten Veränderungen einander folgen, nicht machen. Es hängt dies von verschiedenen Ursachen ab. So sind bei einzelnen Thieren selbst die Eier, welche man eben dem Ovar entnommen hat, von Anfang an nicht vollkommen gleichartig, wie ja auch schon in älteren Arbeiten hervorgehoben worden ist, dass die Eier von Weibchen, welche mehrere Tage lang in Gefangenschaft gehalten worden waren, gleich Polyspermie zeigen. Ferner stellen selbst die frisch entleerten Eier ein und desselben Thieres durchaus kein gleichartiges Material dar. Manche besitzen eine grössere, andere eine geringere Lebensenergie, wie wir später noch des Näheren nachweisen werden.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wenden wir uns zur:

Beschreibung der einzelnen Experimente.

Zur besseren Uebersichtlichkeit besprechen wir die angestellten Experimente in zwei Kapiteln. Das eine Kapitel, auf welches

wir an erster Stelle eingehen werden, enthält die Kreuzungen, welche zwischen frischem Eimaterial und frischem Samen von 4 verschiedenen Seeigelarten, Strongylocentrotus lividus, Echinus mikrotuberculatus, Arbacia pustulosa, Sphaerechinus granularis vorgenommen wurden. In einem zweiten Kapitel stellen wir die Resultate zusammen, welche durch Bastardbefruchtung von Eiern, die durch äussere Einflüsse in ihrer Constitution Veränderungen erlitten hatten, gewonnen worden sind.

I. Kapitel.

Kreuzungsversuche mit frischem, unverändertem Material.

1) Kreuzungen zwischen Strongylocentrotus lividus und Echinus mikrotuberculatus:

a) Wenn man Eier von Echinus mikrotuberculatus mit Sperma von Strongylocentrotus lividus vermischt, so sieht man, dass nach wenigen Minuten die Eihaut überall wie bei normaler Befruchtung abgehoben ist. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden sind alle Eier in regelmässiger Weise zweigetheilt. Am folgenden Tage haben sich flimmernde Blastulae entwickelt, am dritten sind Gastrulae entstanden, am vierten Tage hat sich das Kalkskelet angelegt. Zu dem gleichen Ergebniss führte ein zweiter Versuch.

b) Kreuzungen in entgegengesetzter Richtung ergaben andere Resultate. Als in einem Uhrschälchen zu Eiern von Strongylocentrotus lividus Samen von Echinus mikrotuberculatus zugefügt wurde, hob sich nur in sehr seltenen Fällen die Eihaut von dem Dotter ab. Fast alle Eier blieben ganz unverändert. Nach zwei Stunden war nur hie und da ein Ei zweigetheilt. Bei den ausserordentlich wenigen sich theilenden Eiern war die Eihaut entweder nur ein wenig abgehoben oder sie lag dem Dotter noch ziemlich dicht auf. Am anderen Tage waren im Uhrschälchen einige wenige flimmernde Blastulae zu bemerken, während die Hauptmasse der Eier noch ganz unverändert war.

Ein zweiter und dritter Controlversuch fiel genau in der gleichen Weise aus.

Dass das Ausbleiben der Befruchtung nicht durch eine Schädigung des Eimaterials hervorgerufen war, liess sich leicht feststellen, indem dieselben Eier, welche mit dem Samen von Echinus mikrotuberculatus vergeblich gekreuzt worden waren, noch

nach Ablauf einiger Stunden mit dem Samen der eigenen Species befruchtet wurden. Jetzt hob sich alsbald die Eihaut überall ab, die Entwicklung begann und am anderen Tage waren fast alle Eier zu Blastulae ausgebildet.

Die eben beschriebenen Versuche sind von uns in Spezia angestellt worden, wo wir uns mit leichter Mühe zu wiederholten Malen den kleinen Echinus mikrotuberculatus, der vollständig reife Geschlechtsprodukte enthielt, verschaffen konnten.

2) Kreuzungen zwischen Sphaerechinus granularis und Strongylocentrotus lividus.

Beide Arten stehen in näherem verwandtschaftlichen Verhältnis zu einander, indem sie zu ein und derselben Abtheilung der Polypori gehören.

a) Wenn Eier von Sphaerechinus granularis, die mit eigenem Samen vollkommen befruchtungsfähig waren, mit Samen von Strongylocentrotus lividus gekreuzt wurden, so trat immer nur in wenigen Fällen Abhebung der Dotterhaut und nach 1½ Stunden Zweitheilung ein. Die befruchteten Eier aber entwickelten sich zu vollkommen normalen Morulae.

b) Ein ähnliches Resultat erhält man bei Kreuzung der Eier von Strongylocentrotus lividus mit Samen von Sphaerechinus granularis.

Wenn das Eimaterial ganz frisch ist, erfolgt nur in vereinzelten Fällen Befruchtung. Auch Eier, deren Gallerthülle von Spermatozoen der anderen Art dicht besetzt ist, entwickeln sich nicht. Dagegen werden sie noch Stunden nach der Kreuzung durch Samen der eigenen Art sofort befruchtet. Die Concentration der Samenflüssigkeit scheint auf das Gelingen der Bastardirung ohne Einfluss zu sein. In einem Versuch wurde ein Theil Eier mit wenig Sperma, ein anderer Theil mit der vierfachen Menge vermischt. In beiden Fällen war die Anzahl der sich entwickelnden Eier schätzungsweise die gleiche.

3) Kreuzungen zwischen Arbacia pustulosa und Strongylocentrotus lividus.

Die Eier von Arbacia pustulosa, welche ziemlich undurchsichtig und violett gefärbt sind, wurden mit Samen von Strongylocentrotus lividus vermischt. Ob hier eine Befruchtung eingetreten ist, kann nicht leicht sofort festgestellt werden, weil sich auch bei Zusatz des Samens der gleichen Art die Eihaut nur unmerklich vom Dotter abhebt und das eingedrungene Spermatozoon in

der trüben Dottersubstanz nicht zu erkennen ist. Man muss daher, um das Resultat zu prüfen, das Stadium der Zweitheilung abwarten. Dann kann man feststellen, dass nur ein kleiner Bruchtheil der Eier befruchtet worden ist und sich nach etwa zwei Stunden getheilt hat.

Am anderen Tag schwimmen im Uhrschälchen vereinzelte Blastulae herum, während die Hauptmasse der Eier unverändert geblieben ist. Noch 24 Stunden später haben sich aus den Blastulae Gastrulae entwickelt.

Das Kreuzungsresultat ist hier etwa dasselbe, wie bei der Befruchtung der Eier von Strongylocentrotus lividus mit Samen von Echinus mikrotuberculatus.

b) Bei Kreuzung in entgegengesetzter Richtung trat in mehreren Versuchen gar kein Erfolg ein. Die Eier des Strongylocentrotus lividus blieben bei Zusatz des Samens von Arbacia pustulosa ausnahmslos unbefruchtet, entwickelten sich aber sofort, wenn nach Ablauf mehrerer Stunden Samen der gleichen Art hinzugefügt wurde.

4) Kreuzungen zwischen Arbacia pustulosa und Sphaerechinus granularis.

Beide Arten gehören zwei verschiedenen Abtheilungen der Seeigel an. Das Resultat war etwa dasselbe, wie bei der Kreuzung von Arbacia pustulosa mit Strongylocentrotus lividus.

a) Wurden die Eier von Arbacia mit Samen von Sphaerechinus vermischt, so erfolgten nach zwei und einer halben Stunde nur sehr vereinzelte Zweitheilungen.

b) In entgegengesetzter Richtung blieb die Kreuzung in einem Falle ohne jeden Erfolg. Bei zwei anderen Versuchen theilten sich einige Eier.

II. Kapitel.

Kreuzungsversuche mit Eiern, die durch äussere Einflüsse Veränderungen ihrer Constitution erlitten haben.

Es lassen sich sehr zahlreiche und interessante Experimente anstellen, wenn man Eier vor ihrer Befruchtung verschiedenartigen äusseren Einflüssen unterwirft. Der Experimentator hat hier noch ein weites, bisher ganz unangebautes Forschungsgebiet vor sich. Zur Inangriffnahme desselben haben wir, da uns die Arbeitszeit am Meere sehr karg zugemessen war, gleichsam nur den er-

sten Schritt thun können; so nahmen wir nach mehreren Richtungen vorläufige Probeversuche vor; in mehr erschöpfender Weise untersuchten wir dagegen nur die Bastardirung von Eiern, deren Lebensenergie durch verschieden langes Verweilen im Meerwasser in mehr oder minder bedeutendem Maasse herabgesetzt worden war. Nur über letztere Versuchsreihe wollen wir an dieser Stelle berichten, während wir über andere hierher gehörige Experimente weitere Mittheilungen uns für die nächste Zeit vorbehalten.

Um zu prüfen, ob Eier, je nachdem sie kürzere oder längere Zeit im Meerwasser verweilt haben, in verschiedener Weise gegen Samen einer anderen Art reagiren, kann man zwei Methoden der Untersuchung wählen. Entweder man nimmt von einer grösseren, im Meerwasser aufgehobenen Portion Eier kleine Proben in Intervallen von mehreren Stunden heraus und befruchtet dieselben in Uhrschälchen und vergleicht die in den einzelnen Fällen erzielten Resultate mit einander, indem man jedesmal die Zahl der befruchteten und der unbefruchtet gebliebenen Eier abschätzt; oder man fügt zu ein und derselben Portion Eier frischen Samen zu wiederholten Malen und zwar in denselben Zeitintervallen wie bei der ersten Methode hinzu. Man hat dann festzustellen, ob beim zweiten, dritten oder vierten Spermazusatz noch weitere Eier bastardirt werden können. Zur grösseren Sicherheit der allgemeinen Resultate haben wir beide Wege eingeschlagen und gleichzeitig zwei sich kontrolirende Versuchsreihen vorgenommen, indem der eine von uns die Eier von Strongylocentrotus lividus mit dem Samen von Sphaerechinus granularis, der andere die Eier von Sphaerechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus bastardirte.

Nebenher wurden auch noch einige Kreuzungen der vorbenannten Arten mit Echinus mikrotuberculatus, allerdings nur mehr versuchsweise, veranstaltet.

Um darzuthun, dass der ungleiche Erfolg der Bastardirung nicht von Verschiedenheiten der angewandten Samenflüssigkeiten abhängt, haben wir schliesslich noch eine Versuchsreihe in der Weise durchgeführt, dass mehrere Portionen Eier von Strongylocentrotus lividus, die von verschiedenen Weibchen abstammten und ungleiche Zeiträume im Wasser gelegen hatten, mit Samen von Sphaerechinus granularis, der in einem Uhrschälchen mit Wasser verdünnt worden war, gleichzeitig und in gleichem quantitativem Verhältniss gekreuzt wurden.

A. Modificirte Bastardbefruchtung der Eier von Strongylocentrotus lividus durch Samen von Sphaerechinus granularis.

Hier wurden die Experimente in der oben namhaft gemachten dreifach verschiedenen Weise ausgeführt. Dieselben lassen sich daher in drei Gruppen sondern, welche wir für sich gesondert besprechen wollen.

Erste Gruppe der Experimente.

Ein und dieselbe Portion Eier von Strongylocentrotus lividus wurde mehrmals und zwar zu verschiedenen Zeiten mit Samen von Sphaerechinus granularis befruchtet. (Methode der successiven Nachbefruchtung.)

Erster Versuch.

Am 17. April 4 Uhr Nachmittags entleerte ein frisch eingefangenes Weibchen von Strongylocentrotus lividus freiwillig eine grosse Quantität Eier. In einem kleinen Glasgefäss wurde sogleich eine Partie derselben gesammelt und mit frischem Samen von Sphaerechinus granularis versetzt, wodurch die Befruchtung etwa bei dem zehnten Theil der Eier hervorgerufen wurde. Am folgenden Tage hatten sich die letzteren zu normalen im Wasser herumflimmernden Blastulae entwickelt.

In dem unbefruchtet gebliebenen Rest, der nach Erneuerung des Wassers in einem zugedeckten Glasschälchen sorgfältig aufbewahrt worden war, wurde am 18. April 9 Uhr, also 17 Stunden nach dem ersten Spermazusatz, Samen von Sphaerechinus granularis zum zweiten Male hinzugefügt. Jetzt blieb die Befruchtung nur bei wenigen Eiern aus; doch wurde dabei die Dotterhaut nicht mehr abgehoben. Am besten liess sich der Erfolg des Experiments nach einigen Stunden beurtheilen, indem man dann etwa zwei Drittel der Eier in normaler Weise in zwei oder vier Stücke zerfallen antraf. Von denjenigen, welche sich nicht getheilt hatten, zeigten einige im Inneren unregelmässige Kernfiguren, andere waren unbefruchtet geblieben, trotzdem ihrer Oberfläche zahlreiche Samenfäden anhafteten. Letztere liessen sich indessen — allerdings ohne Abhebung einer Dotterhaut — noch befruchten, als zu einer auf einem Objectträger gebrachten Probe Samen der eigenen Art hinzugefügt und unter dem Mikroskop der Erfolg beobachtet wurde.

Zweiter Versuch.

Am Freitag den 18. April 9 Uhr wurden einem frisch eingefangenen Weibchen Eier entnommen und in Meerwasser aufgehoben. Als sogleich eine kleine, in ein besonderes Uhrschälchen übertragene Probe mit Samen der eigenen Art vermischt wurde, trat überall Abhebung der Dotterhaut nach wenigen Minuten ein, kein Ei blieb unbefruchtet. In einer anderen gleichzeitig vorgenommenen Probe jedoch, zu welcher Samen von Sphaerechinus granularis hinzugefügt wurde, hob sich bei keinem Ei die Dotterhaut ab und es erfolgte keine Theilung.

Am folgenden Tage (19. April) 11 Uhr zeigte das in Meerwasser conservirte Eimaterial bereits eine grössere Neigung zur Kreuzung. Denn als ein grösserer Theil desselben mit frischem und lebenskräftigem Sperma von Sphaerechinus granularis befruchtet wurde, sah man nach Ablauf einiger Stunden, dass jetzt nahezu die Hälfte sich entwickelt hatte. Darunter waren auch einige Abnormitäten wahrzunehmen.

Nach 5 Stunden wurde in dasselbe Uhrschälchen zum zweiten Male Samen von Sphaerechinus granularis hinzugefügt. Es hatte zur Folge, dass sich jetzt noch viele Eier entwickelten, die sich beim ersten Zusatz nicht verändert hatten. Nur ein geringer Rest blieb diesmal ungetheilt.

Dritter Versuch.

Ein und dieselbe Portion Eier von Strongylocentrotus lividus wurde zu verschiedenen Zeiten vier Mal nach einander mit Samen von Spharechinus granularis versetzt. Dieselbe stammte von dem Weibchen ab, welches am 17. April 4 Uhr freiwillig Eier entleert hatte, von denen ein Theil schon zu dem oben beschriebenen Versuch Nr. 1 benutzt worden war. Die erste Kreuzung der Eier wurde gleich nach ihrer Entleerung am 17. April vorgenommen und hatte zur Folge, dass etwa der zehnte Theil befruchtet wurde und am folgenden Tage sich zu flimmernden Blastulae entwickelt hatte.

Unter zeitweiser Erneuerung des Wassers wurde das Versuchsmaterial sorgfältig in einem zugedeckten Uhrschälchen bis zum 19. April aufgehoben und um 11 Uhr zum zweiten Male mit frischem Samen von Sphaerechinus vermischt. Von den unbefruchtet gebliebenen 9 Zehntel theilte sich jetzt etwa die Hälfte.

An demselben Tage um 3 Uhr wurde abermals frischer Samen von Sphaerechinus in das Uhrschälchen eingetropft und dadurch wieder eine Anzahl Eier nach Ablauf von zwei Stunden zur Theilung veranlasst.

Nachdem zur Entfernung der abgestorbenen Spermatozoen das Meerwasser im Uhrschälchen erneuert worden war, wurde schliesslich am Abend des 19. April ein letzter Zusatz von lebenskräftigem Samen gemacht. In Folge dessen trat wieder bei einer kleinen Anzahl die Kreuzbefruchtung ein. Denn zwei Stunden nach dem Zusatz des Samens waren zwischen flimmernden Blastulae, kleinzelligen Morulae, vielzelligen Theilungsstadien wieder einige zwei- und viergetheilte Eier wahrzunehmen. Nur ein ganz kleiner Rest war bei der viermal wiederholten Kreuzung schliesslich noch unbefruchtet geblieben.

Vierter Versuch.

Am 19. April wurden von einem frisch eingefangenen Weibchen mit strotzend gefüllteu Ovarien Eier entleert, die sich, wie ein Probeversuch zeigte, mit dem Samen der eigenen Art sofort in ganz normaler Weise befruchten liessen. Als zu einem anderen Theil der Eier zur selben Zeit (11 Uhr) Samen von Sphaerechinus hinzugefügt wurde, erfolgte nur in ausserordentlich wenigen Fällen Kreuzbefruchtung.

Nach Ablauf von vier Stunden wurde dieselbe Partie zum zweiten Male mit frischem Samen von Sphaerechinus vermischt, diesmal aber ohne jeden Erfolg, da in den wenigen Stunden, die seit Vornahme der ersten Befruchtung verflossen waren, der schädigende Einfluss des Meerwassers sich noch nicht hatte geltend machen können.

Am folgenden Tage 9 Uhr (etwa 24 Stunden nach der Entleerung aus den Ovarien) wurde ein dritter Zusatz von Samen des Sphaerechinus gemacht, was zur Folge hatte, dass jetzt noch etwa die Hälfte der Eier, welche vorher zweimal auf das fremde Sperma nicht reagirt hatten, befruchtet wurden. Als nach vier Stunden die Eier untersucht wurden, waren viele in vier oder acht Theilstücke zerfallen, einige waren erst zweigetheilt, einige wenige zeigten im Inneren Strahlenbildung. Aus der Ungleichmässigkeit der Entwickelung kann man schliessen, dass einige Zeit nach dem dritten Zusatz des Samens noch Nachbefruchtungen durch überlebende Samenfäden stattgefunden haben müssen.

Zweite Gruppe der Experimente.

Von einer grösseren Menge gleichzeitig entleerter und in Meerwasser conservirter Eier eines Weibchens werden in verschiedenen Zeitintervallen Proben entnommen und mit frischem Samen der anderen Art gekreuzt (Methode der ungleichzeitigen Kreuzbefruchtung).

Erste Versuchsreihe.

Am 14. April 6 Uhr Abends wurden Eier eines frisch eingefangenen Weibchens von Strongylocentrotus lividus in eine grosse Schale mit Meerwasser gebracht. Eine Kreuzung unmittelbar nach ihrer Entleerung konnte wegen der vorgerückten Tageszeit nicht versucht werden, doch kann nach den sonst von uns gesammelten zahlreichen Erfahrungen wohl der Satz als festgestellt gelten, dass bei einem lebenskräftigen und frischen Eimaterial von Strongylocentrotus lividus immer nur sehr vereinzelte Eier durch Samen von Sphaerechinus befruchtet werden.

Das am 14. April gesammelte Material diente nun zu folgenden 3 Versuchen:

Erster Versuch. 16 Stunden nach Entleerung der Eier.

Aus dem grösseren Gefäss wurden am 15. April 10 Uhr zwei Partieen von Eiern entnommen, in zwei Uhrschälchen gebracht, und die eine mit Samen der eigenen Art, die andere mit Samen von Sphaerechinus granularis vermischt.

Im ersten Falle hob sich die Dotterhaut nur bei dem dritten Theil der Eier sofort, wie es normaler Weise sein muss, vom Dotter ab. Bei den übrigen drangen gleichfalls Spermatozoen ein, aber ohne dass es zur Bildung einer abstehenden Eihaut gekommen wäre. Zuweilen waren statt eines einzigen, mehrere Spermatozoen in das Ei gelangt, kenntlich an der sie umgebenden Dotterstrahlung. Nach Ablauf von 1½ Stunde erfolgte regelmässige Zweitheilung bei dem weitaus grössten Theile der Eier.

In dem anderen Uhrschälchen, in welches der fremde Samen gebracht worden war, hob sich auch die Eihaut sofort bei einem Viertel der Eier ab; etwa andere zwei Viertel wurden ebenfalls noch befruchtet, aber ohne Abhebung der Dotterhaut. Unter ihnen wurden später mehrere Abnormitäten bemerkbar, Eier, die viele Spermastrahlungen zeigten und sich in unregelmässiger Weise furchten. Von diesen abgesehen trat bei den kreuzbefruchteten

Eiern nach 1½ Stunde Zweitheilung ein. Etwa nur ein Viertheil der Eier blieb bei der Kreuzung unbefruchtet, woraus aber nicht geschlossen werden darf, dass sie etwa abgestorben gewesen seien. Denn als wir auf dem Stadium, wo die durch Kreuzung befruchteten Eier schon in acht oder sechzehn Theilstücke zerfallen waren, Samen der eigenen Art noch in das Uhrschälchen hineintropften, so wurde auch der Rest, welcher sich nicht entwickelt hatte, befruchtet, und zwar hob sich die Eihaut bei einem Theil der Eier ab, bei einem anderen nicht.

Zweiter Versuch. 23 Stunden nach Entleerung der Eier.

Am 15. April 5 Uhr Nachmittags wurden wieder zwei Portionen des am 14. gesammelten Eimaterials, die eine mit Samen der gleichen Species, die andere mit Samen von Sphaerechinus granularis vermischt. In beiden Fällen wurden fast alle Eier befruchtet, aber mit wenigen Ausnahmen ohne Abhebung der Dotterhaut. Nach 3 Stunden waren die Eier theils in zwei, theils in vier, oder acht, oder sechzehn Stücke getheilt; nur eine kleine Anzahl hatte sich gar nicht entwickelt.

Ein ähnliches Resultat erhielten wir, als wir anstatt mit dem Samen von Sphaerechinus granularis mit dem Samen von Echinus mikrotuberculatus kreuzten.

Am 16. April waren in allen Uhrschälchen zahlreiche flimmernde Blastulae vorhanden, welche noch mehrere Tage weiter gezüchtet werden konnten.

Dritter Versuch. 2 Tage nach Entleerung der Eier.

Die am 14. April in Meerwasser aufgehobenen Eier sind sogar noch am 16. April entwickelungs- und kreuzungsfähig, doch ohne Abhebung der Dotterhaut. Auch treten jetzt zahlreiche Abnormitäten auf.

Erst nach mehr als zwei Tagen war schliesslich das Eimaterial abgestorben.

Zweite Versuchsreihe.

Am 15. April Abends 10 Uhr wurden die Eier eines frisch eingefangenen Weibchens von Strongylocentrotus lividus in eine Schale mit Meerwasser gebracht und am anderen Morgen 10 Uhr zu Versuchen verwandt.

Ein Theil des Materials wurde mit dem Samen der eigenen Art befruchtet. Sofort erfolgte Abhebung der Eihaut mit Aus-

nahme weniger Eier, an welchen der Erfolg der Befruchtung sich allein an der im Dotter auftretenden Spermastrahlung bemerkbar machte.

Zu einem anderen Theile wurde Samen von Sphaerechinus granularis hinzugefügt. Beim grössten Theile der Eier glückte die Kreuzung. Bei mehr als der Hälfte war die Eihaut nach wenigen Minuten abgehoben; bei dem Rest war fast überall eine Spermastrahlung wahrzunehmen; nur ein geringer Prozentsatz blieb unbefruchtet. Nach Verlauf von zwei Stunden waren fast sämmtliche Eier in Folge der Kreuzbefruchtung in zwei oder vier Stücke getheilt; von Interesse war es, zu sehen, dass einige Eier noch auf dem Hantelstadium standen. Es geht daraus hervor, dass hier und da auch noch nachträgliche Befruchtungen durch die im Wasser einige Zeit überlebenden Samenfäden erfolgten. Vereinzelte Eier zeigten endlich in Folge des abnormen Eindringens mehrerer Spermatozoen viele Strahlungen.

Als wir um 12 Uhr noch Samen der eigenen Art in das Uhrschälchen hinzufügten, hob sich bei den wenigen Eiern, welche unbefruchtet geblieben waren, alsbald die Eihaut ab und der Entwicklungsprocess verlief in normaler Weise weiter.

Dritte Versuchsreihe.

Die am 17. April 4 Uhr Nachmittags freiwillig entleerten Eier eines frisch eingefangenen Weibchens von Strongylocentrotus lividus, von denen ein Theil schon zur Ausführung successiver Nachbefruchtungen gedient hatte, wurden auch noch zu folgenden 2 Versuchen verwendet:

Erster Versuch. Befruchtung sogleich nach Enleerung der Eier.

Ein Theil des Materials wurde sogleich mit frischem Samen von Sphaerechinus granularis versetzt und dadurch die Befruchtung etwa bei dem siebenten Theil der Eier hervorgerufen.

Zweiter Versuch. 18 Stunden nach Entleerung der Eier.

Der Rest wurde bis zum folgenden Tage in Meerwasser aufgehoben und am 18. April 10 Uhr in 2 Partien getheilt. Die eine Partie erwies sich bei dem Zusatz des Samens der eigenen Art als noch vollständig lebenskräftig. Fast überall war die Eihaut in normaler Weise abgehoben, nur in wenigen Fällen war sie durch einen kleinen Zwischenraum von der Dotterkugel getrennt oder war die Abhebung eine unvollständige.

Darauf wurde jetzt auch die zweite Partie mit Samen von Sphaerechinus granularis befruchtet. Sofort sah man bei einem Drittheil der Eier die Dotterhaut abgehoben und eine entsprechende Zahl nach zwei Stunden in Theilung begriffen. Am anderen Tage hatten sich zahlreiche Blastulae entwickelt.

Der ungetheilte Rest liess sich zwei Stunden nach geschehener Kreuzbefruchtung, wie der Versuch mit einer kleinen Probe auf dem Objectträger lehrte, noch mit dem Samen der eigenen Art in normaler Weise befruchten.

Dritte Gruppe der Experimente.

Ganz frischer, lebenskräftiger Samen von Sphaerechinus granularis wurde am 19. April 11 Uhr in ein Uhrschälchen entleert, mit Wasser verdünnt und sogleich zur Befruchtung mehrerer Portionen von Eiern verwendet, welche von verschiedenen Weibchen abstammten und ungleiche Zeiträume nach ihrer Entleerung aus den Ovarien im Meerwasser verweilt hatten. Es sollte durch diese Experimente der Nachweis geführt werden, dass der ungleiche Erfolg der Bastardirung nicht von Verschiedenheiten der angewandten Samenflüssigkeiten, sondern von Verschiedenheiten des Eimaterials herrührt.

Erster Versuch. Befruchtung sogleich nach Entleerung der Eier.

Die eine Portion der zu der Versuchsserie bereit gehaltenen Eier war eben aus den strotzend gefüllten Eierstöcken eines frisch eingefangenen Weibchens entleert worden. Hier hatte der Zusatz des fremden Samens, wie zu erwarten war, fast gar keine Wirkung. Nach vier Stunden konnten nur sehr wenige getheilte Eier bemerkt werden.

Zweiter Versuch. 26 Stunden nach Entleerung der Eier.

Eine andere Portion von Eiern entstammte einem gesunden Weibchen und war vom 18. April 9 Uhr an in Meerwasser aufgehoben worden. In diesem Falle hatte sich etwas weniger als die Hälfte der Eier, einige Stunden nach Vornahme der Kreuzung, entwickelt. Darunter waren auch einige Abnormitäten zu bemerken.

Dritter Versuch. 43 Stunden nach Entleerung der Eier.

In einem dritten Uhrschälchen befanden sich Eier, welche schon

am 17. April 4 Uhr von einem frisch eingefangenen Weibchen entleert worden waren [1]). In Folge der Kreuzung mit Samen von Sphaerechinus entwickelte sich von ihnen etwa nur der dritte Theil. Die übrigen zwei Drittheile waren indessen noch lebenskräftig. Denn bei Vornahme eines Versuchs liessen sie sich durch Samen der eigenen Art noch in normaler Weise, wenige Fälle ausgenommen, befruchten.

Vierter Versuch. 13 Stunden nach Entleerung der Eier.

Eine vierte Portion von Eiern endlich, welche zu der vorliegenden Versuchsserie diente, rührte von einem schon länger gefangenen und daher wahrscheinlich kranken Weibchen und war erst am Abend des vorhergehenden Tages vom Thiere freiwillig entleert worden. Der Ausfall des Versuchs unterschied sich in Folge dessen etwas von den eben referirten. Fast überall erfolgte die Befruchtung, jedoch ohne Abhebung der Dotterhaut. Nach einigen Stunden waren zahlreiche getheilte Eier anzutreffen, andere waren pathologisch verändert, indem mehrere Spermatozoen in sie eingedrungen waren. Diese zeigten theils viele Strahlungen in einer noch zusammenhängenden Protoplasmamasse, theils waren sie in unregelmässiger Weise zerklüftet.

B. Modificirte Bastardbefruchtung der Eier von Sphaerechinus granularis durch Samen von Strongylocentrotus lividus.

Erste Versuchsreihe.

Das Weibchen, welches zum Versuch benutzt wurde, war schon einige Zeit in Gefangenschaft gehalten worden, so dass die Eier aller Wahrscheinlichkeit nach nicht mehr die Lebensenergie besassen wie Eier von frisch gefangenen Thieren. Als das Thier geöffnet wurde, entleerte es aus den strotzenden Eierstöcken grosse Quantitäten völlig gesund aussehender Eier, welche mit Sperma derselben Art versetzt unter vollständig abgehobener Eimembran befruchtet wurden.

Der Samen von Strongylocentrotus lividus wurde jedesmal neu dem Hoden desselben Thieres entnommen, die milchige Flüssigkeit stark verdünnt und mittelst eines Röhrchens auf die Eier übertragen.

[1]) Ein anderer Theil dieses Eimaterials hat zu den Seite 13 u. 18 referirten Versuchen gedient.

Erster Versuch. ½ Stunde nach Entleerung der Eier.

Eine halbe Stunde nach der Entleerung wurde ein kleiner Theil der Eier in einem besonderen Uhrschälchen befruchtet. Das Resultat war gleich von Anfang an ein günstiges, indem etwa ⅓ mit vollkommen abgehobener Dottermembran befruchtet wurde. Um nun den Nachweis zu führen, dass die übrigen ⅔ nicht gelitten hatten, wurde eine kleine Quantität derselben herausgenommen und mit Samen derselben Art befruchtet, worauf sich die Eihaut überall rasch und vollständig abhob. Das Uhrschälchen mit bastardirten Eiern wurde dann noch einmal am folgenden Tage controlirt; es ergab sich, dass die Eier, welche nicht befruchtet worden waren, auch nicht nachträglich angegangen waren; die befruchteten hatten sich dagegen zu kräftigen Blastulae weiter entwickelt.

Zweiter Versuch. 2½ Stunde nach Entleerung der Eier.

Nach weiteren 2 Stunden, im Ganzen somit 2½ Stunden nach der Ablage wurde eine neue Quantität Eier mit Sperma von Str. lividus versetzt. Die Zahl der befruchteten Eier war eine erheblich grössere als bei No. I, sie betrug die Hälfte, vielleicht sogar mehr als die Hälfte; überall besassen die befruchteten Eier ein normales Aussehen, indem die Dotterhaut ringsum weit abgehoben war. Eine kleine Probe in normaler Weise befruchtet ergab auch hier, dass die nicht angegangenen Eier lebensfrisch waren und sich gut mit eigenem Sperma befruchten liessen. Die Untersuchung der bastardirten Eier am andern Tage liess erkennen, dass die meisten als Blastulae im Wasser herumschwammen und nur wenige unbefruchtet am Boden lagen. Es mussten somit zahlreiche Eier noch nachträglich von dem überlebenden Sperma von St. lividus befruchtet worden sein.

Dritter Versuch. 4½ Stunde nach Entleerung der Eier.

Vier und eine halbe Stunde nach der Entleerung wurde ein grösseres Quantum Eier genommen und in zwei Portionen getheilt, von denen die eine mit Samen von Sph. granularis, die andere mit Samen von Str. lividus versetzt wurde; in beiden Schalen traten ganz dieselben Erscheinungen ein; die Eihaut wurde nur unvollständig abgehoben; jedoch musste man aus der im Dotter auftretenden Spermastrahlung schliessen, dass alle Eier ganz gleichmässig befruchtet worden waren. Im Wesentlichen fand dieses Resultat auch am folgenden Tage seine Bestätigung, indem das Wasser von Blastulae wimmelte, während nur äusserst spärliche Eier unbefruchtet am Boden lagen.

Vierter Versuch. 24 Stunden nach Entleerung der Eier.

Die Untersuchungen wurden an dem betreffenden Tage abgebrochen und am folgenden Tage 24 Stunden nach Entleerung der Eier wieder aufgenommen. Die Eier waren noch befruchtungsfähig, doch hob sich die Eihaut, gleichgiltig, ob Sperma von Sphaerechinus granularis oder von Strongylocentrotus lividus angewandt wurde, gar nicht mehr oder sehr unvollständig ab; leider haben wir nicht darauf geprüft, ob Polyspermie eintrat. Auch sonst verhielten sich beide zum Versuch angewandte Portionen vollkommen gleichförmig. Die Theilungen traten sehr unregelmässig ein, so dass man auf demselben Praeparat 4, 8 und 16 Theilungen wirr durcheinander traf. Ein Unterschied machte sich erst am Tage darauf geltend, indem von den kreuzbefruchteten Eiern eine wenn auch kleine Zahl nicht angegangen war, während die übrigen sich zu normalen Blastulae entwickelt hatten. Von den normal befruchteten Eiern waren dagegen alle entwickelt, indessen einige in pathologischer Weise, so dass unter den regulären Blastulae auch einige monströse Formen schwammen.

Fünfter Versuch. 28 Stunden nach Entleerung der Eier.

Der Rest der Eier wurde 28 Stunden nach der Entleerung abermals in zwei Theile getheilt, der eine Theil bastardirt, der andere in normaler Weise befruchtet. Auch hier gaben sich zunächst keine Unterschiede zu erkennen. Beiderlei Eier wurden — ohne Abhebung der Eihaut — wahrscheinlich mehrfach befruchtet und nahmen dann ein so unregelmässig höckriges Aussehen an, dass wir schon glaubten, sie würden absterben. Dem war aber nicht so, vielmehr war am Tage darauf eine Weiterentwickelung zu Blastulae eingetreten. Jetzt war auch ein Unterschied zwischen beiden Partieen erkennbar. Unter den bastardirten Eiern hatten sich viele nicht entwickelt, der Rest hatte normale Blastulae ergeben; in der anderen Portion waren so gut wie keine Eier unentwickelt geblieben, dafür waren aber unter den Blastulae ziemlich viele pathologische Formen.

Zum Schluss wurden sämmtliche durch Bastardbefruchtung erzielten Blastulae in ein und dasselbe Glas zusammengegossen und dieses bei Seite gesetzt. Trotzdem ihnen keine weitere Sorgfalt zu Teil wurde, entwickelten sie sich im Laufe der folgenden Tage zu schönen lebensfrischen Pluteuslarven.

Zweite Versuchsreihe.

Zur zweiten Versuchsreihe konnte ein frisch gefangenes Weibchen verwandt werden, welches reichliche und völlig reife Eier lieferte.

Erster Versuch $\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Die erste Befruchtung wurde schon $\frac{1}{4}$ Stunde nach der Entleerung der Eier vorgenommen und hatte so gut wie gar keinen Erfolg, obwohl die Befruchtung mit Sperma der eigenen Art vollständige Befruchtungsfähigkeit ergab. Nach einiger Zeit geprüft, fanden sich äusserst wenige zweigetheilte Eier mitten in Haufen von Eiern, welche sich gar nicht verändert hatten.

Zweiter Versuch $1\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Nach Verlauf einer Stunde wurde ein neuer Versuch gemacht, ohne dass sich eine erhebliche Veränderung herausgestellt hätte. Auch jetzt wurden nur wenige Eier befruchtet.

Dritter Versuch $2\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Nach einer weiteren Stunde Wartens ergab sich eine erhebliche Zunahme der Zahl der Eier, welche sich mit dem Sperma von Str. lividus befruchten liessen; immerhin waren es noch keine 10 %, diese aber vollkommen regelrecht befruchtet mit weit abgehobener Eihaut.

Vierter Versuch $4\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Dieser Versuch ist leider durch einen unglücklichen Zufall verloren gegangen, bevor sein Resultat geprüft werden konnte.

Fünfter Versuch $6\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Von jetzt ab änderten sich die Verhältnisse; die Zahl der befruchteten Eier überschritt die Zahl der unentwickelten, welche nach ungefährer Schätzung nur etwa $\frac{1}{3}$ der Gesammtzahl betrug. Bei sämmtlichen befruchteten Eiern war die Eihaut abgehoben.

Am folgenden Tag, im Ganzen 25 Stunden nach Entleerung der Eier, wurde das zum fünften Versuch verwandte Material auf 2 Uhrschälchen vertheilt, die eine Hälfte mit frischem Samen der eigenen Art, die andere mit frischem Samen von Str. lividus zum 2ten Mal befruchtet. Beide Portionen verhielten sich nahezu gleich, indem hier wie dort zahlreiche Befruchtungen der unentwickelt gebliebenen Eier noch nachträglich erzielt wurden, so dass nunmehr nur noch etwa $\frac{1}{6}$ unbefruchtet waren. Die neu befruchteten Eier waren sofort daran kenntlich, dass sie in der Entwicklung weiter zurück waren, auch war die Eimembran nicht mehr abgehoben.

Sechster Versuch $8\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Nach $8\frac{1}{4}$ Stunden waren die Eier insofern verändert, als bei jeder Art Befruchtung die Eimembran sich zwar noch abhob, aber nur durch einen äusserst schmalen Zwischenraum von der Oberfläche getrennt blieb; dagegen ergab jetzt die Bastardirung sehr günstige Resultate; die Zahl derer, welche unbefruchtet geblieben waren, war eine sehr geringe.

Siebenter Versuch $10\frac{1}{4}$ Stunde nach Entleerung der Eier.

Noch geringer war die Zahl der unbefruchtet bleibenden Eier nach Verlauf von weiteren 2 Stunden; wir taxirten sie etwa auf 5 %. Dieser Versuch war der letzte an dem betreffenden Tage.

Achter Versuch 25 Stunden nach Entleerung der Eier.

Am folgenden Tage wurde eine Portion der Eier zunächst mit eigenem Sperma auf seine Befruchtungsfähigkeit geprüft. Sie wurden noch alle befruchtet, aber es traten die abnormen Furchungserscheinungen auf, wie sie schon wiederholt beschrieben worden sind. Eine andere Portion wurde mit frischem Sperma von Str. lividus versetzt und entwickelte sich zum gröfseren Theil ebenfalls unter abnormen Furchungserscheinungen; ein nicht geringer Bruchtheil blieb unbefruchtet.

Neunter Versuch 31 Stunden nach Entleerung der Eier.

Nach 31 Stunden wurde der Rest zu einem doppelten Versuch, wie im vorhergehenden Falle, aufverbraucht. Das Ergebniss war ein ähnliches, nur hatte die Zahl der Eier, welche bei der Bastardirung unbefruchtet blieben, sich auf die Hälfte vermehrt; auch war der Verlauf der Theilungen ein noch unregelmässigerer geworden.

Dritte Versuchsreihe.

Ein frisches Weibchen wurde zu einer dritten Versuchsreihe verwandt. Dasselbe hatte offenbar schon abgelaicht und entleerte in Folge dessen nur wenige Eier, unter denen viele unreife waren; die reifen Eier liessen sich mit eigenem Sperma rasch und gut befruchten.

Erster Versuch. Befruchtung sogleich nach Entleerung der Eier.

Die erste Befruchtung mit Samen von Strongylocentrotus lividus wurde gleich nach der Entleerung der Eier ausgeführt und ergab etwa 10 % befruchtete, 90 % unbefruchtete Eier.

Zweiter Versuch 5 Stunden nach Entleerung der Eier.

Bei der Kreuzung entwickelten sich $\frac{2}{3}$ der Eier, dieselben

reagirten nicht alle gleichmässig auf den Zusatz der Spermatozoen. Bei einem Theil hob sich die Eimembran noch vollständig und weit ab, wenn sich auch der Vorgang langsam abspielte; bei einem anderen Theil der Eier unterblieb die Ablösung der Membran. Setzte man dagegen zu den Eiern Samen derselben Art, so hob sich bei sämmtlichen Eiern die Membran vollständig ab.

Dritter Versuch 7 Stunden nach Entleerung der Eier.

Dieser Versuch, zugleich der letzte, welcher bei dem geringen Eimaterial ausgeführt werden konnte, führte bei gekreuzter Befruchtung zu denselben Resultaten, wie der vorhergehende.

Vierte Versuchsreihe.

Gleichzeitig mit der beschriebenen Versuchsreihe wurde mit Eiern experimentirt, welche von einem Weibchen stammten, dessen Geschlechtsorgane strotzend gefüllt waren. Die entleerten Eier waren sämmtlich reif und mit eigenem Sperma zu befruchten.

Es ist nicht nöthig, den Versuch ausführlich zu referiren. Bei der ersten Befruchtung mit Sperma von Str. lividus war der Erfolg ein geringer, indem nur 1 $\frac{0}{0}$ befruchtet wurde. Nach 5 Stunden entwickelte sich bei Kreuzbefruchtung der dritte Theil mit abgehobener Eihaut, nach weiteren 2 Stunden zwei Drittel, doch fing die Abhebung der Eihaut jetzt an eine unvollständige zu werden.

Fünfte, sechste, siebente Versuchsreihe.

Bei einigen Exemplaren begnügten wir uns, das Verhalten der Eier gegen Sperma von Str. lividus gleich kurz nach ihrer Entleerung zu prüfen. Ein Weibchen gab reichlich Eier von sich, als mit der Scheere die Stacheln am aboralen Pole entfernt wurden; von denselben liessen sich 10 $\frac{0}{0}$ bastardiren.

Ein zweites Weibchen lieferte nur wenige Eier, darunter auch einige unreife und zwar erst nachdem die Schale geöffnet worden war. Der Eierstock war sehr klein. Bei vorgenommener Kreuzbefruchtung kam auf etwa 200 Eier ein befruchtetes, die übrigen liessen sich dann noch mit Sperma der eigenen Art befruchten.

Ein drittes Weibchen endlich zeigte ganz besondere Verhältnisse; es war schon lange Zeit in Gefangenschaft gehalten worden und hatte dabei so gelitten, dass beim Oeffnen der Schale eine äusserst übelriechende Leibeshöhlenflüssigkeit ausfloss, wie das bei Seeigeln leicht eintritt. Da die Eier von dieser Flüssig-

keit direct umspült worden waren, hatten sie allem Anscheine nach erheblich gelitten. Wir wandten sie trotzdem zur Bastardbefruchtung an und konnten dabei constatiren, dass kein einziges sich entwickelte. Indessen auch die Befruchtung mit Samen der eigenen Art erwies sich wenig wirksam, indem nur wenige und auch diese nur langsam befruchtet wurden. Wir übertrugen daher die Eier in frisches Wasser und erneuerten dasselbe von Zeit zu Zeit, ein Verfahren, welches offenbar den günstigsten Einfluss ausübte. Bei normaler Befruchtung entwickelten sich bald sämmtliche zur Probe verwandten Eier, die Abhebung der Membran erfolgte immer rascher und normaler. Auch die Fähigkeit zur Kreuzbefruchtung steigerte sich, so dass schliesslich fast $\frac{2}{3}$ der zum Versuch herausgenommenen Eier sich in vollkommen regelmässiger Weise entwickelten.

C. Kreuzung der Eier von Sphaerechinus granularis mit Sperma von Echinus mikrotuberculatus.

Da die Exemplare von E. mikrotuberculatus in der Geschlechtsreife noch weit zurück waren, boten sie kein geeignetes Untersuchungsmaterial. Wir beschränkten uns daher auf einige orientirende Beobachtungen, welche ergaben. dass eine Befruchtung der Eier von Sph. granularis durch Sperma von E. mikrotuberculatus leichter gelingt, als durch Samen von Strongylocentrotus lividus. Wir haben stets nur frisch entleerte Eier von Sph. granularis benutzt, aber obwohl die Reife des Samens von E. mikrotuberculatus manches zu wünschen übrig liess, war die Zahl der Befruchtungen doch eine grössere.

D. Kreuzung der Eier von Echinus mikrotuberculatus mit Samen von Sphaerechinus granularis.

Wiederholt haben wir Versuche gemacht, die Eier von E. mikrotuberculatus mit Samen von Sph. granularis zu befruchten, ohne aber dabei wesentliche Erfolge zu erzielen. Kurz nach der Entleerung der Eier trat gar keine Befruchtung ein, nach Verlauf einiger Stunden war es möglich, einige wenige Eier zu befruchten, aber niemals ist es uns geglückt, die Zahl derselben erheblich zu steigern. Wir müssen freilich auch hier wieder betonen, dass unser Untersuchungsmaterial nicht auf der Höhe der Geschlechtsreife stand, im Allgemeinen daher auch für die Versuche nicht günstig war.

II. Allgemeiner Theil.

Die von uns mitgetheilten Experimente haben zum Theil zu ähnlichen Resultaten geführt, wie sie schon von anderer Seite bei Vornahme von Kreuzungsversuchen erhalten worden sind, theils haben sie eine neue Seite der Bastardirungsfrage abgewonnen, wie ein Ueberblick über die bezügliche Literatur uns zeigen wird.

Die Echiniden sind schon mehrfach, da sie ausserordentlich geeignete Objecte sind, zu Kreuzungsversuchen gebraucht worden. MARION, KÖHLER und STASSANO haben sich mit ihnen beschäftigt.

Ersterer [1]) hat bei Kreuzung von Strongylocentrotus lividus und Sphaerechinus granularis Larven erhalten, welche er bis zum Pluteusstadium züchten konnte. KÖHLER [2]) hat in systematischer Weise Kreuzungen zwischen Strongylocentrotus lividus, Sphaerechinus granularis, Psammechinus pulchellus, Dorocidaris papillata und Spatangus purpureus vorgenommen und Verschiedenheiten in der Weise beobachtet, dass die Kreuzbefruchtung hier fast überall, dort in wenigen Fällen, dort gar nicht eintrat, dass bald die Bastardeier sich nur bis zum Blastulastadium, bald bis zur Gastrula, bald bis zum Pluteus entwickelten, dass hier die Bastardirungsfähigkeit eine einseitige, dort eine reciproke war. Der Italiener STASSANO [3]) endlich hat vier Arten gekreuzt: Arbacia pustulosa, Echinocardium cordatum, Echinus mikrotuberculatus und Sphaerechinus granularis, und unter anderen Erscheinungen gefunden, dass die Befruchtung mit Sperma der eigenen oder fremden Art einen Einfluss auf den rascheren oder langsameren Verlauf der Theilung hat, dass die Eier auf die zugehörigen Spermatozoen eine grössere Anziehung als auf fremde ausüben, indem sie in ersterem Falle von solchen ganz bedeckt werden, in letzterem dagegen fast ganz verlassen bleiben.

Besonders wichtige Resultate für die Bastardirungsfrage sind

---

[1]) M. MARION, Comptes rendus 1873, 14 avril.

[2]) KÖHLER, Sur quelques essais d'hybridation entre diverses espèces d'Echinoidées. Comptes rendus 1882. T. XCIV pag. 1203.

[3]) STASSANO, Contribuzione alla fisiologia degli spermatozoidi. Zoologischer Anzeiger 1883, pag. 393.



in den letzten Jahren von PFLÜGER und BORN durch Untersuchung der Batrachier gewonnen worden, daher wir dieselben hier auch in den Kreis unserer Betrachtung hineinziehen wollen.

Nachdem schon früher RUSCONI, De l'ISLE und LATASTE die geschwänzten Amphibien zu bastardiren versucht hatten, nahm PFLÜGER [1]) wieder im Jahre 1882 eine Reihe verschiedener Kreuzungen vor: 1) der Rana fusca mit Bufo vulgaris, 2) der Rana fusca mit Rana esculenta, 3) verschiedener Tritonarten unter einander, 4) der Rana fusca mit Triton alpestris und Triton taeniatus. Die erste Versuchsreihe ergab, dass der Same von Rana fusca auf die Eier der gemeinen Erdkröte stets energisch einwirkte, in der Weise, dass sie sich anscheinend regelrecht theilten und bis zum Morulastadium entwickelten, dann aber bald ohne Ausnahme abstarben und zerfielen. Wenn dagegen Sperma der Erdkröte mit Eiern von Rana fusca zusammengebracht wurde, erfolgte keine Theilung; nur in einem Experimente, dessen Beweiskraft von PFLÜGER angezweifelt wird, fanden sich unter circa 100 Eiern zwei mit unsymmetrischer Furchung.

Ein ähnliches Verhältniss konstatirte PFLÜGER zwischen Rana fusca und Rana esculenta. Eier der ersten Art in Wasserextract des Hodens von Rana esculenta versenkt, blieben stets unbefruchtet. Als jedoch Eier von Rana esculenta mit Samenwasser vermischt wurden, welches aus dem Hoden von Rana fusca bereitet worden war, entwickelten sie sich in regelrechter Weise mit Ausnahme einzelner, die sich abnorm theilten; nachdem aber das Blastulastadium erreicht war, starben sie auch wieder ohne Ausnahme ab.

In der dritten Versuchsreihe, Kreuzung der verschiedenen Tritonarten unter einander, blieben alle Versuche erfolglos. Um so bemerkenswerther war das Resultat der vierten Versuchsreihe. Eier des braunen Grasfrosches liessen sich mit Samen des Triton alpestris und des Triton taeniatus, stets aber nur in abnormer Weise, befruchten, indem sich nach einiger Zeit die sonderbarsten Furchungslinien und Risse im Dotter bildeten. Immer trat frühzeitiges Absterben der Eier ein. Auch zeigte bei allen Bastardbefruchtungen eine bald grössere, bald kleinere Zahl von Eiern keine Spur von Furchung, während sich bei der normalen Befruchtung fast alle furchten.

---

[1]) E. PFLÜGER, Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Archiv f. d. gesammte Physiologie Bd. XXIX.

Eine Bastardirung in entgegengesetzter Richtung von Eiern der Tritonen mit Samen von Rana fusca war nicht möglich.

Bei seinen Versuchen erhielt PFLÜGER noch ein anderes bemerkenswerthes Resultat: Er fand nämlich, dass die Kreuzung zwischen den Eiern von Rana fusca und Triton nicht zu jeder Zeit glückte, dass während vor dem 23. April fast alle Versuche ein positives Resultat ergaben, nach dem 23. April alle negativ ausfielen. Er erklärt diese Erscheinung daraus, dass die Eier den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten hatten, und stellt den Satz auf:

„Wenn Bastardbefruchtung ein positives Ergebniss erzielen soll, so müssen Ei und Same auf dem Höhepunkt ihrer Entwickelung und Empfänglichkeit für die Zeugung angelangt sein. Zu einer Zeit, wo das Ei auf den Samen der eigenen Art noch kräftig reagirt und sich in normaler Weise entwickelt, kann es die Empfänglichkeit für den Samen einer anderen Art, für die Bastardbefruchtung, bereits total verloren haben.“

Eine nicht minder interessante und wichtige Reihe von Untersuchungen verdanken wir den Bemühungen von BORN[1]), welcher hauptsächlich mit Rana arvalis und Rana fusca, mit Bufo communis und Bufo variabilis, mit Bufo communis und Rana fusca experimentirt hat und zu folgenden Ergebnissen gelangt ist:

„Unter gewissen Bedingungen lassen sich die Eier von Rana arvalis mit Samen von Rana fusca befruchten, sie furchen sich regulär ab und lassen sich bis zur Umwandlung aufziehen. Das Gelingen der Bastardirung hängt in ausserordentlicher Weise von dem Umstande ab, dass die benutzten Thiere sich auf der vollen Höhe der Brunst befinden. In mehreren Versuchen zeigte sich die bastardirende Kraft des Samens der einheimischen Rana fusca für Eier von Rana arvalis vollständig erschöpft. Desgleichen wird die Bastardirung in merkwürdiger Weise von der Concentration der benutzten Samenflüssigkeit beeinflusst; bei Verdünnungen der Samenflüssigkeiten, welche bei normaler Befruchtung noch die besten Resultate geben, erfolgt bei der Bastardirung so gut wie gar keine Furchung. Bei geringerer Verdünnung furcht sich die Mehrzahl der Eier nach dem regulären Typus; mit ganz unvermischtem Samen wird eine eigenthümliche Art von ganz unregelmässiger Furchung hervorgerufen, die durch das gleichzeitige Auf-

[1]) BORN, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Archiv f. Physiologie Bd. XXXII.

treten zahlreicher polygonaler Felder ausgezeichnet ist und zur schleunigen Decomposition der Eier führt." BORN bezeichnet dieselbe als Barockfurchung und hat über sie in einer vorläufigen Mittheilung [1]) kürzlich berichtet, dass sie durch das gleichzeitige Eindringen zahlreicher Spermatozoen hervorgerufen werde.

Zum Theil ähnliche Resultate gewann BORN an anderen Objecten, worüber das Nähere aus der citirten Abhandlung zu ersehen ist. — Er sucht nun für den ungleichen Ausfall der Bastardirung bei verschiedenen Arten, sowie für die Ungleichheit des Resultats, welches je nach der Concentration der angewandten Samenflüssigkeit erhalten wird, einen Erklärungsgrund in der ungleichen Beschaffenheit der Spermatozoen. Er macht aufmerksam auf die verschiedene Form des Samenfadenkopfes bei Rana fusca, Rana arvalis und esculenta, Bufo und Bombinator, sowie darauf, dass die Spermatozoen entfernter stehender Arten, die sich bastardiren lassen, einander oft ähnlicher sind, als diejenigen nahe verwandter. In Zusammenhang hiermit schreibt er ihnen eine verschiedene Fähigkeit zu in Bezug auf das Durchdringen durch verschieden gebaute Gallerthüllen.

Ausserdem aber glaubt BORN auch noch namentlich zur Erklärung der Erscheinungen der regulären oder irregulären Furchung uns unbekannte individuelle Verschiedenheiten zwischen den Spermatozoen ein und derselben Art annehmen zu müssen, in Folge dessen die Eier in ungleicher Weise auf sie reagiren. So laufen nach BORN's Ansicht die Vorgänge, die durch das Nahen oder Eindringen der ersten Spermatozoen der eigenen Art im Ei angeregt werden und die dazu führen, die nachfolgenden Spermatozoen auszuschliessen, bei der Bastardirung auf den inäquaten Reiz der fremden Spermatozoen so langsam und so unvollkommen ab, dass, wie bei FOL's geschwächten Eiern, unter Umständen noch mehrere Spermatozoen einzudringen vermögen und dann einen raschen unregelmässigen Zerfall der Eier in ungleiche, kleine und grosse Theilprodukte hervorrufen.

In demselben Heft des physiologischen Archivs, in welchem BORN's Arbeit erschienen ist, hat PFLÜGER [2]) noch eine zweite ausführlichere und an Thatsachen reiche Abhandlung über „die

[1]) G. BORN, Ueber die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztliche Zeitschrift, 23. August 1884.

[2]) PFLÜGER, Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. Archiv f. Physiologie. Bd. XXXII, 1883.

Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung" veröffentlicht. Durch Kreuzung von 10 verschiedenen Krötenarten zeigte er, dass bald reciproke, bald nur einseitige, bald gar keine Bastardirung möglich ist; dass mit wenigen Ausnahmen die Bastarde bald absterben, dass Bastardirung zwischen nahe verwandten Arten erfolglos bleiben kann, während sie bei entfernter stehenden möglich ist, dass bei der Kreuzbefruchtung neben regulären immer auch mehr oder minder irreguläre Entwicklungen und unbefruchtete Eier vorkommen.

Indem Pflüger nach den Ursachen des so ungleichen und scheinbar regellosen Erfolges der Kreuzbefruchtung forscht, hält er es für sehr wahrscheinlich, dass die irreguläre Furchung sowohl als der ganz negative Erfolg bei der Kreuzung der Anuren nur secundären und nebensächlichen Complicationen ihren Ursprung verdanken. Das wahre Gesetz sei wahrscheinlich: „reciproke Fruchtbarkeit bei allen Arten mit normaler Furchung und — mit seltenen Ausnahmen — Absterben während der ersten Entwicklung." Doch sollen sich die Geschlechtsprodukte nur während kurzer Zeit in einem Stadium befinden, in welchem sie sich zur Bastardirung eignen. „Dieses Stadium", bemerkt Pflüger, „fällt in die Hochbrunst. Nach Ablauf derselben reagiren dieselben Eier noch ganz normal auf den Samen der eigenen Art. Diese Thatsache zeigt, dass auch das unbefruchtete Ei und der Same vor der Befruchtung in einer continuirlichen inneren Veränderung begriffen sind. Scharf ausgesprochen und sehr auffallend ist dieses Gesetz für das Ei gültig, während der Same viele Wochen vor und nach der Hochbrunst noch immer Bastardbefruchtung ermöglicht."

Die so häufig zu beobachtende Einseitigkeit der Bastardbefruchtung führt auch Pflüger auf grob mechanische, secundäre Ursachen zurück. In ähnlicher Weise wie Born legt er ein besonderes Gewicht auf die Beschaffenheit der Spermatozoen, indem er glaubt constatirt zu haben, dass 1) im Allgemeinen diejenigen Spermatozoen am geeignetsten sind zur Vermittelung der Bastardzeugung, deren Kopf am dünnsten und deren vorderes Ende am spitzesten ist; und dass 2) im Allgemeinen die Eier der Bastardbefruchtung am zugänglichsten sind, wenn die zugehörigen Spermatozoen derselben Art dickere Köpfe haben."

Zu dieser Erklärung wurde Pflüger veranlasst, weil die Spermatozoen von Rana fusca, die fast alle Eier befruchten, unter allen Arten den dünnsten Kopf haben, der ausserdem sehr spitz

ausläuft, weil ferner die dickköpfigsten Spermatozoen mit stumpfer vorderer Spitze, wie diejenigen von Rana arvalis und R. esculenta, kein fremdes Ei befruchten können. Am meisten aber findet er seine Ansicht dadurch bestätigt, dass gerade die beiden Arten, welche Spermatozoen mit gleich geformten und gleich grossen Köpfen besitzen, Rana esculenta und R. arvalis, vollkommen reciproke Bastardbefruchtung zeigen. PFLÜGER setzt daher bei den Eiern die Anwesenheit einer Mikropyle voraus, die gerade so weit ist, dass das Spermatozoon der eigenen Art passiren kann.

Die Unregelmässigkeit der Furchung glaubt PFLÜGER nicht auf das Eindringen vieler Spermatozoen, wie BORN annimmt, zurückführen zu müssen, sondern eher darauf, dass bei allen Bastardirungsversuchen dem fremden Samen ein besonderes Hinderniss im Wege stehe, um zu dem Eie vorzudringen, zum Beispiel, die Beschaffenheit der Gallerthülle oder die Enge der Mikropyle. Er denkt sich den Vorgang so, dass Samenfäden auf ihrem Wege stecken bleiben, obwohl schon die Spitze des Kopfes in den Dotter eingedrungen ist, während der übrige Theil des Kopfes noch in der Eihaut und der umgebenden Gallerte haftet, oder dass bei Vorhandensein einer Mikropyle die Spitze des Kopfes eindringt und den Dotter erreicht, der dickere Theil des Kopfes aber wegen Enge der Mikropyle sich festkeilt. In derartigen Fällen soll der in den Dotter eingedrungene Theil des Kopfes eines plötzlich festgehaltenen Spermatozoons in Partikel zerfallen und dadurch die Bedingung zu abnormer Furchung geben. Den Vorgang, in welchem nur in grösserer Zahl abgerissene Theile eines Spermatozoon befruchten, nennt PFLÜGER eine „fractionirte Befruchtung".

Nach diesem historischen Überblick wenden wir uns zur Besprechung der allgemeinen Resultate, welche sich aus unseren eigenen Experimenten und aus denen der angeführten Forscher gewinnen lassen, wobei sich zugleich in mehrfacher Hinsicht Übereinstimmungen, in anderer Hinsicht Differenzpunkte ergeben werden.

Übereinstimmung findet statt in der Feststellung folgender allgemeiner Erscheinungen, welche in gleicher Weise bei der Bastardirung der Amphibien und der Echinodermen wiederkehren.

Erstens: Das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardirung hängt nicht ausschliesslich von dem Grade der systematischen Verwandtschaft der gekreuzten Arten ab.

Wir können beobachten, dass Arten, die in äusserlichen Merkmalen sich kaum von einander unterscheiden, sich nicht kreuzen lassen, während es zwischen relativ entfernt stehenden, verschiedenen Familien und Ordnungen angehörenden Arten möglich ist.

Die Amphibien liefern uns hier besonders treffende Beispiele. Rana arvalis und Rana fusca stimmen in ihrem Aussehen fast vollständig überein, trotzdem lassen sich die Eier der letzteren mit dem Samen der ersteren nicht befruchten, während in einzelnen Fällen Befruchtung mit dem Samen von Bufo communis und sogar von Triton möglich war. Dieselbe Erscheinung liess sich, wenn auch weniger deutlich bei den Echinodermen constatiren.

Immerhin muss aber im Auge behalten werden, dass die systematische Verwandtschaft für die Möglichkeit der Bastardirung ein wichtiger Factor ist. Denn zwischen Thieren, die soweit auseinander stehen, wie Amphibien und Säugethiere, Seeigel und Seesterne, ist noch niemals eine Kreuzbefruchtung erzielt worden.

Dafür, dass ausser dem Grade der systematischen Verwandtschaft auch noch andere Factoren ins Spiel kommen, spricht nichts deutlicher als die **zweite Reihe** der allgemeinen Erscheinungen, welche wir in Übereinstimmung mit Pflüger und Born auch bei den Echinodermen haben constatiren können. In der Kreuzbefruchtung zweier Arten besteht sehr häufig keine Reciprocität.

Alle möglichen Abstufungen finden sich hier. Während Eier von Echinus microtuberculatus sich durch Samen von Strongylocentrotus lividus fast ohne Ausnahme befruchten lassen, wird bei Kreuzung in entgegengesetzter Richtung nur in wenigen Fällen eine Entwickelung hervorgerufen. Die Befruchtung frischen Eimaterials von Strongylocentrotus lividus durch Samen von Arbacia pustulosa bleibt erfolglos, dagegen entwickeln sich von Arbacia pustulosa immerhin einige Eier, wenn ihnen Samen von Strongylocentrotus lividus hinzugefügt wird, und so ähnlich noch in anderen Fällen. Es ist zur Zeit somit gar nicht möglich, gesetzmässige Beziehungen zwischen Bastardirungen in entgegengesetzter Richtung nachzuweisen.

Sicher gestellt ist endlich eine **dritte** Thatsache! Für das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardirung ist die jeweilige Beschaffenheit der zur Kreuzung verwandten Geschlechtsproducte von Wichtigkeit.

Pflüger und Born haben bei den Amphibien, wir bei den Echinodermen nachgewiesen, dass die Eier einer Art A sich mit dem Samen B unter bestimmten Verhältnissen und zu bestimmten Zeiten kreuzen lassen, in anderen Fällen wieder nicht. In den Geschlechtsproducten ist, wenn man so sagen darf, eine veränderliche Disposition für die Bastardirung vorhanden. Dies lässt sich schon aus dem einfachen Umstande, der bei allen Versuchen wird beobachtet werden können, erschliessen, dass von Eiern, die bastardirt werden sollen, sich immer nur ein grösserer oder geringerer Procentsatz entwickelt, während der Rest gegen den Samen der anderen Art unempfänglich ist, sich aber bei Zusatz von Samen der eigenen Art sofort befruchten lässt. Nur selten sind solche Fälle, in denen sich die Eier einer Art ausnahmslos gegen fremden Samen, ganz ebenso wie gegen eigenen verhalten. Bei allen von uns untersuchten Echinodermenarten trat dies nur ein bei den Eiern von Echinus mikrotuberculatus, wenn sie mit Samen von Strongylocentrotus lividus befruchtet wurden.

Während wir in den eben angeführten drei Sätzen zu denselben Ergebnissen, wie Pflüger und Born gelangt sind, ergeben sich Meinungsverschiedenheiten in einigen anderen nicht minder wichtigen Punkten.

So weichen wir erstens von Pflüger und Born ab bei der Beantwortung der Frage: welches von beiden Geschlechtsproducten das veränderliche ist, und wie sich die Veränderlichkeit in den verschiedenen Stadien der Entwickelung äussert.

Nach Pflüger und Born eignen sich die Sexualproducte am meisten zur Bastardirung auf der Höhe der Brunst, das heisst: zur Zeit, in welcher sich aller Wahrscheinlichkeit nach die Geschlechtsproducte auf der Höhe ihrer Entwickelung befinden und somit die grösste Lebensenergie besitzen.

Zu Gunsten dieser Ansicht führt Pflüger Versuche an, die am 21. und 22. April angestellt wurden und das auffallende Resultat ergaben, dass kein Ei der Rana arvalis mehr durch den Samen der Rana fusca befruchtet werden konnte, obwohl dies vorher in ergiebiger Weise möglich war, und obwohl dieselben Eier sehr energisch auf den Samen der eigenen Art, ja sogar auf den Samen der Rana esculenta reagirten.

Born berichtet, dass in seinen Bastardirungsversuchen zuerst die Männchen der einheimischen Rana fusca versagten. „Am

26. April gelang mit denselben“, heisst es in der oben angeführten Abhandlung, „keine einzige Bastardirung mehr, während, wie ich aus anderen Versuchen weiss, der Samen der Rana fusca für die Eier der eigenen Art noch wirksam war. Am 25. April war mit einem Männchen noch eine Bastardirung gelungen, die andere nicht. Auch schon in den vorhergehenden Tagen war ein Nachlassen der Wirkung des Samens der Rana fusca im Vergleich zu dem ersten Versuch, der noch während der eigentlichen Brunstzeit ausgeführt wurde, die dieses Jahr hier etwa am 20. April ablief, merklich. Die Eier der Rana arvalis furchten sich bis zum 26. April nicht nur bei Zusatz der (verdünnten) Samenflüssigkeit der eigenen Art in fast vollkommener Weise, sondern liessen sich noch am 28. April mit der Samenflüssigkeit frisch angelangter Schweizer Frösche, die sich noch in Brunst befanden, mit gleichem Erfolge wie im ersten Versuche bastardiren, obgleich zur selben Zeit auch kein einziges trächtiges Weibchen von Rana arvalis im Freien mehr aufzutreiben war“.

In den Angaben von Pflüger und Born ist ein Differenzpunkt bemerkenswerth. Pflüger legt das Hauptgewicht darauf, dass sich vornehmlich die Eier auf dem Höhepunkt ihrer Entwickelung befinden. Das von ihm aufgestellte Gesetz, bemerkt er, sei besonders für das Ei gültig, während der Same viele Wochen vor und nach der Hochbrunst noch immer Bastardbefruchtung ermögliche. Demgemäss leitet er auch die von Born erzielten besseren Bastardirungsresultate von dem Umstande ab, dass dieser frischere Eier der Rana arvalis benutzen konnte.

Born dagegen lässt in der befruchtenden Kraft des zur Bastardirung verwandten Sperma Veränderungen eintreten. Auch der Concentration der benutzten Samenflüssigkeit schreibt er eine Bedeutung für den Erfolg der Bastardirung zu. Nach seinen Beobachtungen haben Verdünnungen des Samens oder des Hodensaftes, welche die Eier der eigenen Art ausnahmslos befruchten, auf die Eier der Rana arvalis gar keine Wirkung mehr zur selben Zeit und in denselben Versuchen, wo stärkere Samenflüssigkeiten die Erscheinungen der Barockfurchung hervorriefen.

Das Untersuchungsmaterial, auf welches Pflüger und Born angewiesen waren, hat unzweifelhaft eine Reihe von Nachtheilen, welche bei der Beurtheilung ihrer Resultate in Anrechnung gebracht werden müssen. Erstens ist es schwierig, das ungefähre Alter der Sexualprodukte, namentlich bei den Weibchen, auch nur ungefähr zu bestimmen. Bekanntlich erfolgt die Entleerung der

Eier bei den Batrachiern nur unter Beihülfe des Männchens; ist letztere, wie es doch bei Bastardirungen nicht anders sein kann, ausgeschlossen, so verweilen die Eier im Uterus, bis sie sich zersetzen. Da nun wohl nur in den seltensten Fällen der Zeitpunkt der eigentlichen Eireife, welcher durch die Loslösung der Eier aus dem Ovar und ihren Uebertritt in den Uterus gegeben ist, hat bestimmt werden können, so konnten die genannten Forscher auch nicht ermitteln, in welchem Zeitpunkt der Entwicklung sich das Eimaterial ihrer Experimente befand, wie weit es sich der Zeit des Zerfalls genähert hatte.

Ein zweiter Uebelstand ist darin gegeben, dass die Sexualprodukte der Amphibien unter dem Einfluss der Gefangenschaft leiden. Wie viel mehr müssen dieselben alterirt werden, wenn sich zu diesen Nachtheilen noch die schädigenden Einflüsse eines Transports auf weite Strecken hinzugesellen.

Drittens ist der Experimentator bei den meisten Amphibien auf einen kurzen Zeitraum angewiesen, da die Geschlechtsthätigkeit sich auf den Zeitraum weniger Wochen zusammendrängt.

In allen diesen Punkten bieten die Echinodermen günstigere Bedingungen. Man findet hier zu jeder Zeit, wenn auch nicht immer gleich häufig, geschlechtsreife Thiere, da jedes Thier wiederholt im Jahr, wie es scheint, in vierwöchentlichen Intervallen seine Sexualprodukte zur Reife bringt. Die Eier werden aus dem Ovar direct nach aussen entleert, auch wenn nicht die Nähe eines Männchens als Reiz wirkt. Man findet endlich Thiere von verschiedenen Arten gleichzeitig geschlechtsreif. Das sind die Gründe, warum wir wesentlich andere und vor Allem constantere Resultate erzielt haben als Pflüger und Born, und weshalb wir glauben, für dieselben grössere Sicherheit beanspruchen zu können.

Unsere Resultate sind nun folgende:

Der verschiedene Erfolg der Bastardirungsexperimente hängt fast ausschliesslich von der Veränderlichkeit der Eier ab.

Am schlagendsten geht dies hervor aus unseren Experimenten, die nach der Methode der successiven Nachbefruchtung vorgenommen wurden. Da die Echinodermeneier sich, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren, 24 bis 48 Stunden in Meerwasser conserviren lassen, so kann der Experimentator ein und dasselbe Ei-Quantum zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten mit fremdem Samen kreuzen. Da ferner das Eindringen der Sper-

matozoen durch keine Hüllbildung oder andere Verhältnisse erschwert wird, so kommt hier bei Zusatz einer genügenden Samenmenge jedesmal ein jedes Ei ohne Ausnahme mit mehreren Spermatozoen in Berührung, wie man denn auch immer deren viele der Eioberfläche bei mikroskopischer Untersuchung anhaften sieht.

Wir haben nun gefunden, dass Eier, welche gleich nach ihrer Entleerung aus dem strotzend gefüllten Eierstock bastardirt wurden, das fremde Spermatozoon zurückwiesen, es aber nach 10, 20 oder 30 Stunden bei der zweiten oder dritten oder vierten Nachbefruchtung in sich aufnahmen und dann sich normal weiter entwickelten. Das Resultat fiel immer in derselben Weise aus, mochten wir die Eier von Strongylocentrotus lividus mit Samen von Sphaerechinus granularis oder von Echinus mikrotuberculatus, oder mochten wir die Eier von Sphaerechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus und so weiter kreuzen.

Das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardirung kann in unseren Fällen nicht auf eine Verschiedenheit des Samens zurückgeführt werden, da derselbe jedesmal neu aus dem strotzend gefüllten Hoden entnommen wurde und daher bei den Versuchen als ein relativ constant bleibender Factor angesehen werden konnte. Hier ist es über jeden Zweifel erhaben, dass sich allein die Eizelle in ihrem Verhalten gegen die Einwirkung des fremden Samens verändert hatte.

Wenn aber überhaupt in der Eizelle Veränderungen eintreten oder künstlich hervorgerufen werden können, in Folge deren die Bastardirung gelingt, dann muss es vom theoretischen Standpunkte aus auch möglich sein, die Geschlechtsprodukte zweier Arten, zwischen denen ein gewisser Grad sexueller Affinität besteht, auch ohne Zurückbleiben eines unbefruchteten Restes zu bastardiren. Man wird dann je nach den Bedingungen, unter denen man die Geschlechtsprodukte zusammenbringt, ein Minimum und ein Optimum der Bastardirungsfahigkeit unterscheiden können.

Auch hierüber haben unsere Experimente Licht verbreitet, indem wir das Eimaterial eines Weibchens in mehrere Portionen theilten und zu ungleichen Zeiten befruchteten. Stets erhielten wir hier den geringsten Procentsatz Bastarde, wenn den Eiern gleich nach Entleerung aus den Ovarien der fremde Samen zugesetzt wurde. Hierbei haben wir keine Unterschiede constatiren können, ob die Eier aus einem strotzend gefüllten Eierstock stammten, oder ob es die ersten Eier einer neu beginnenden Fort-

pflanzungsperiode waren oder ob sie den zurückgebliebenen Rest eines vor einiger Zeit entleerten Eimaterials darstellten. — Je später die Befruchtung geschah, sei es nach 5 oder 10 oder 20 oder 30 Stunden, um so mehr wuchs der Procentsatz der bastardirten Eier, bis schliesslich ein Bastardirungsoptimum erreicht wurde. Als solches bezeichnen wir das Stadium, in welchem sich fast das gesammte Eiquantum, mit Ausnahme einer geringen Zahl in normaler Weise entwickelt. Dasselbe ist, da sich in den Eiern innere Veränderungen ohne Unterbrechung weiter abspielen, von kurzer Dauer. Dann beginnt der Procentsatz der in Folge von Bastardbefruchtung sich normal entwickelnden Eier wieder abzunehmen und zwar hauptsächlich deshalb, weil ein immer grösser werdender Theil in Folge des Eindringens mehrerer Spermatozoen sich ganz unregelmässig theilt und missgebildet wird.

Die Erfolge, die man erhält, wenn das Eimaterial zu verschiedenen Zeiten gekreuzt wird, kann man sich unter dem Bild einer auf- und absteigenden Curve darstellen, deren Höhepunkt das Bastardirungsoptimum bezeichnet. Zur Veranschaulichung diene folgende Versuchsreihe einer Kreuzung der Eier von Sphaerechinus granularis mit Samen von Strongylocentrotus lividus.

1) Befruchtung nach ¼ Stunde:
Aeusserst vereinzelte Eier entwickeln sich. Bastardirungsminimum.

2) Befruchtung nach 2¼ Stunde:
Etwa 10 % entwickeln sich normal.

3) Befruchtung nach 6¼ Stunde:
Etwa 60 % entwickeln sich normal.

4) Befruchtung nach 10¼ Stunde:
Alle Eier entwickeln sich mit Ausnahme von 5 %. Bastardirungsoptimum.

5) Befruchtung nach 25 Stunden:
Ein Theil entwickelt sich normal, ein zweiter in unregelmässiger Weise, ein kleiner Rest bleibt unbefruchtet.

Man sieht, das Resultat ist ein entgegengesetztes, als es Pflüger für die Amphibien darstellt. Bei den Echinodermen lassen sich die Eier, nicht wenn sie am lebenskräftigsten sind, sondern bei abnehmender Lebensenergie durch Sperma einer anderen Art befruchten. Den Zeitpunkt grösster Lebensenergie verlegen wir bei normalen Verhältnissen in das Stadium der Eientleerung und nehmen an,

dass von da ab die Lebensenergie eine allmähliche Abnahme erfährt. Wir können hierfür ganz bestimmte Beweise beibringen.

Am lebenskräftigsten sind doch unzweifelhaft die Eier, bei welchen sich die Dotterhaut unter dem Einfluss der Befruchtung rasch abhebt und nur ein Spermatozoon eindringt. Nun kann man regelmässig sehen, wie proportional der Zeitdauer, welche die Eier nach der Entleerung im Wasser v. .weilen, sich die Membran langsamer abhebt, wie sie später zwar abgehoben, aber nur durch einen minimalen Spalt von der Eioberfläche getrennt wird. Noch später unterbleibt die Abhebung der Eimembran, es tritt Polyspermie ein, die Entwicklung wird pathologisch, endlich erhalten wir völlige Entwicklungsunfähigkeit, die mit Zerfall der Eier abschliesst. Wir haben so eine Reihe von äusserst prägnanten Zeichen abnehmender Lebensenergie.

Je geringer nun die Affinität der Sexualprodukte ist, um so weiter rückt das Bastardirungsoptimum in die Stadien abnehmender Lebensenergie der Eizellen hinaus. Zum Beispiel lassen sich die Eier von Echinus mikrotuberculatus sämmtlich noch mit abgehobener Eimembran bei Zusatz des Samens von Strongylocentrotus lividus befruchten; wenn wir aber Eier von Sphaerechinus granularis und Samen von Strongylocentrotus lividus anwenden, so rückt das entsprechende Optimum der Bastardirung in die Zeit hinaus, wo die Eimembran nur unvollkommen abgehoben wird. Eine weitere Verschiebung des Optimum liess sich bei den übrigen Kreuzungen erkennen.

Wir sind nun der Ansicht, dass bei den Amphibien die gleichen Verhältnisse vorliegen. Wenn daher Pflüger den günstigsten Moment der Bastardirung in die Zeit der höchsten Geschlechtsreife der Eier verlegt, so glauben wir, dass dieser Moment bei seinen Versuchen schon vorüber war und dass das Eimaterial schon gelitten hatte. Diese Annahme hat durchaus nichts Unwahrscheinliches, wenn wir, worauf schon oben aufmerksam gemacht wurde, in Erwägung ziehen, dass die Eier beim Transport der Thiere leiden, dass bei der Trennung der Pärchen das Fortpflanzungsgeschäft gestört wird und dass es nicht möglich ist, das Alter der Eier zu bestimmen. Auch findet diese Annahme noch in einigen Angaben von Pflüger und Born über die weitere Entwicklung eine neue Stütze. Beide Forscher haben nämlich fast in allen Fällen, in denen Bastardbefruchtung erzielt werden konnte, auch beobachtet, dass neben den normal sich entwickelnden Bastardeiern stets eine kleinere oder grössere Zahl missgebildeter und

barockgefurchter Eier vorhanden waren. Die Barockfurchung ist durch Eindringen zahlreicher Spermatozoen veranlasst worden. Letzteres aber ist wiederum ein Zeichen, dass die Eier nicht mehr ganz frisch waren. Wir verallgemeinern hier unsere bei Echinodermen gewonnenen Erfahrungen, wozu wir um so mehr Veranlassung haben, als sowohl Pflüger wie Born für die Amphibien festgestellt haben, dass wenn die Eier derselben aus irgend welchen Gründen gelitten haben, sie sich auch bei Zusatz des Samens der eigenen Art abnorm furchen. So kann man z. B. abnorme Furchung auf künstlichem Wege hervorrufen, wenn man das getödtete Weibchen von Rana fusca mit geöffnetem Bauch mehrere Tage liegen lässt, ehe man die Befruchtung vornimmt.

Unsere Meinung geht daher schliesslich dahin: Man wird bei den Amphibien gerade so wie bei den Echinodermen am leichtesten Bastarde züchten, wenn man geschwächte Eier mit recht lebenskräftigem Samen einer anderen Art vermischt. Das Bastardirungsminimum wird dann mit dem Anfang der Brunst, wo die Geschlechtsproducte am lebenskräftigsten sind, zusammenfallen.

Ob diese Vermuthung richtig ist, wird durch eine erneute Untersuchung leicht festzustellen sein.

Im Hinblick auf die von uns bewiesene Thatsache, dass die Eier in Bezug auf ihre Bastardirungsfähigkeit inconstante Factoren sind, wird jetzt auch der verschiedene Ausfall solcher Bastardirungsversuche, in denen man mit scheinbar frischem Material operirt, verständlich werden. Denn wenn man auch die zur Kreuzung benutzten Eier nicht künstlich geschädigt hat, so können dieselben doch schon durch mancherlei andere schwer zu beurtheilende Factoren in ihrer Lebenenergie gelitten haben, wie durch das Alter der Versuchsthiere, durch den mangelhaften Gesundheitszustand derselben etc. etc. Hieraus erklärt es sich, warum unsere Experimente oft etwas verschieden ausfielen, je nachdem wir die Eier von ganz frisch eingefangenen Thieren, sei es von Strongylocentrotus lividus oder von Sphaerechinus granularis, oder die Eier von solchen Thieren, die schon ein, zwei oder drei Tage in Gefangenschaft gehalten worden waren, sofort mit fremdem Samen befruchteten. Im ersteren Falle erzielten wir eine geringere, im letzteren eine grössere Anzahl von Bastarden, da die Schwächung des Eimaterials schon während des Lebens des Thieres im Ovarium erfolgt war.

Aus unserem Princip scheint sich auch eine Erklärung der bekannten Thatsache zu bieten, dass domesticirte Thier- und Pflan-

zenarten sich im Allgemeinen leichter kreuzen lassen, als nahe verwandte Arten im Naturzustande. Durch die Domestication wird eben im Ganzen die Constitution geschwächt, was sich dann besonders an den Geschlechtsproducten geltend macht, da, wie bekannt, der Generationsapparat bei allen Veränderungen im Körper in Mitleidenschaft gezogen wird.

Bisher haben wir immer mit dem männlichen Samen als mit einem constanten Factor rechnen können, da wir jedesmal möglichst frischen Samen zur Kreuzbefruchtung verwandt haben. Sollte nun aber der Erfolg der Bastardirung nicht auch durch eine verschiedene Beschaffenheit der Samenflüssigkeit beeinflusst werden können?

Bei den Echinodermen haben wir dieser Frage, auf welche wir uns vorbehalten später noch einmal zurückzukommen, aus Mangel an Zeit unsere Aufmerksamkeit nicht zuwenden können. Soweit wir aber bemerkt haben, scheint die Beschaffenheit des Sperma für den Ausfall der Experimente von geringer Bedeutung zu sein. Möglicher Weise liegen bei den Amphibien die Verhältnisse etwas anders, indem durch den Entwickelungszustand der Spermatozoen eine weitere Complication in das Experiment eingeführt wird.

Born giebt an, dass zum Gelingen der Kreuzung recht lebenskräftiger Samen zur Zeit der Hochbrunst erforderlich ist. Mehrfach wird hervorgehoben, dass bei den Versuchsthieren die bastardirende Kraft des Samens vollständig erschöpft gewesen sei. So liessen sich in einem Falle die Eier von Rana arvalis mit Samen der einheimischen Rana fusca nicht mehr bastardiren, während es noch zwei Tage darauf mit frischen Ranae fuscae, welche aus Glarus gesandt worden waren, gelang. Desgleichen versagten in anderen Versuchen ebenfalls zuerst die Männchen der einheimischen Ranae fuscae. Am 26. April gelang mit ihnen keine einzige Bastardirung mehr, doch war ihr Same noch wirksam für die Eier der eigenen Art.

Pflüger ist freilich anderer Anschauung als Born. Nach seinen Beobachtungen ermöglicht der Same der Amphibien viele Wochen vor und nach der Hochbrunst noch immer Bastardbefruchtung, und ist das Gesetz, nach welchem die Bastardbefruchtung allein auf dem Stadium der Hochbrunst gelingt, nur für das Ei scharf ausgesprochen und gültig.

Auch für die Amphibien kann mithin die Frage nach dem

Verhalten der Spermatozoen bei der Bastardbefruchtung noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden.

Ein zweiter Differenzpunkt zwischen unseren Vorgängern und uns ergiebt sich, wenn wir nach den Ursachen forschen, durch welche Bastardbefruchtung verhindert wird.

PFLÜGER stellt die Hypothese auf, dass alle zur Zeit der Hochbrunst rein negativ ausfallenden Kreuzungen zwischen den verschiedenen Arten der Anuren nur durch secundäre, d. h. unwesentliche äussere Umstände zu erklären seien. Das wahre Gesetz sei wahrscheinlich: reciproke Fruchtbarkeit bei allen Arten, normale Furchung der Eier und Absterben während der ersten Entwickelung. Eine sehr wesentliche aber grob mechanische, secundäre Ursache, durch welche in den meisten Fällen das Gelingen der Bastardbefruchtung verhindert werde, glaubt PFLÜGER in der Form der Spermatozoenköpfe gefunden zu haben. Durch einen Vergleich der von ihm erhaltenen Kreuzungsresultate und der Form der Spermatozoen bei den verschiedenen Anurenarten wird er zur Aufstellung zweier Sätze veranlasst: 1) dass im Allgemeinen diejenigen Spermatozoen am geeignetsten sind zur Vermittelung der Bastardzeugung, deren Kopf am dünnsten und deren vorderes Ende am spitzesten ist; 2) dass im Allgemeinen die Eier der Bastardbefruchtung am zugänglichsten sind, wenn die zugehörigen Spermatozoen derselben Art dickere Köpfe haben. Er setzt deshalb die Anwesenheit einer Mikropyle voraus, die gerade so weit ist, dass das Spermatozoon der eigenen Art passiren kann.

Als Beleg für diese Hypothese werden hauptsächlich die Samenfäden von Rana fusca aufgeführt, welche unter allen Arten den dünnsten und sehr spitz auslaufenden Kopf haben. Sie befruchten fast alle Eier, auf die sie einwirken: die Eier von Rana arvalis, Rana esculenta, Bufo communis, während umgekehrt die dickköpfigen Spermatozoen von Rana arvalis und R. esculenta mit stumpfem Kopfende in das Ei der Rana fusca nicht einzudringen vermögen und überhaupt kein fremdes Ei befruchten können. Die auffallendste Bestätigung seiner Hypothese aber findet PFLÜGER darin, dass gerade die beiden Anurenarten, welche Spermatozoen mit gleichgeformten und gleich grossen Köpfen besitzen, R. arvalis und R. esculenta, vollkommen reciproke Bastardbefruchtung zeigen.

Auch BORN legt für das Gelingen der Bastardirung ein grosses Gewicht auf die Form der Samenfäden und nimmt eine verschiedene Fähigkeit derselben in Bezug auf das Durchdringen verschie-

den gebauter Gallerthüllen an. Er erklärt hieraus die von ihm beobachtete Erscheinung, dass je nach der Concentration der benutzten Samenflüssigkeit die Resultate etwas verschieden ausfallen, weil bei steigender Concentration die Wahrscheinlichkeit wächst, dass von vielen 1000 Samenfäden wenigstens einer durch die Gallerthüllen glücklich in das Ei gelangt. Ausserdem lässt er es noch von unbekannten individuellen Verschiedenheiten der Spermatozoen abhängen, ob bei der Bastardirung der Verlauf des Befruchtungsvorganges zum normalen Ziele führt oder nicht und ob dementsprechend reguläre oder irreguläre Furchung auftritt.

Nach unseren an den Echinodermen gesammelten Erfahrungen müssen wir einen abweichenden Standpunkt einnehmen.

Bei den Echinodermen wird die Befruchtung nicht durch Hüllbildungen, wie bei den Amphibien, oder dadurch, dass die Spermatozoen im Wasser rasch absterben, erschwert. Eine Mikropyle fehlt. Für den besseren oder geringeren Erfolg der Bastardirung kann die äussere Form der Spermatozoen nicht verantwortlich gemacht werden. Denn selbst bei den stärksten Vergrösserungen ist es uns nicht möglich gewesen zwischen den reifen Samenfäden eines Sphaerechinus oder Strongylocentrotus oder einer Arbacia Unterschiede in Form und Grösse zu entdecken. Aber auch selbst dann, wenn hier Verschiedenheiten beständen, würde bei den Echiniden nicht einzusehen sein, warum ein Spermatozoon von bestimmter Beschaffenheit in die Eier der einen Art leichter als in die Eier einer anderen Art hineindringen sollte, da sie sich in ihren Hüllen nicht unterscheiden und eine Mikropyle fehlt. Auch die Quantität des hinzugefügten Sperma ist ohne Einfluss, wie wir durch eine Versuchsreihe nachgewiesen haben. Es kommen also alle jene äusseren Momente in Wegfall, welche nach Born und Pflüger das Resultat der Kreuzung bei den Amphibien bestimmen sollen.

Wenn wir trotzdem bei den Echiniden gesehen haben, dass bei ihnen gerade so wie bei den Amphibien die Kreuzung zwischen manchen Arten besser, zwischen anderen wieder weniger gut gelingt, dass hier die Befruchtung eine reciproke, dort eine einseitige ist, dass die Eier ein und derselben Art ihre Empfängnissfähigkeit gegen den Samen einer anderen Art verändern, so müssen die Ursachen in einer ganz anderen Richtung gesucht werden.

Es kann nur die Constitution oder die innere Organisation der Geschlechtsprodukte selbst sein,

welche das Gelingen der Kreuzbefruchtung bestimmt. Volle Fruchtbarkeit, oder wie wir, an chemische Bezeichnungen anknüpfend, auch sagen können, volle geschlechtliche Affinität findet nur statt zwischen den Geschlechtsprodukten ein und derselben Art. Sie erlischt allmählich in demselben Maasse, als die Geschlechtsprodukte einander fremdartiger werden.

Die für die Befruchtung maassgebenden Faktoren suchen wir in den activen Zellbestandtheilen, Kern und Protoplasma, den Theilen, welche wir auch sonst Form und Wesen der Organisation bei allen Entwicklungsprocessen und histologischen Differenzirungen bestimmen sehen. Auf sie passen die Erfahrungen, welche wir mit Rücksicht auf die Veränderungen in der Bastardirungsfähigkeit gemacht haben. Durch langes Liegen im Wasser oder durch Einwirken von Schädlichkeiten wird der eigentliche Zellkörper des Eies verändert, wie wir auch durch andere Erfahrungen, so namentlich durch die Erfahrungen über die Zelltheilung, wissen.

Die Veränderlichkeit in den Lebenseigenschaften kommt nun für die beiderlei Sexualprodukte bei der Bastardirung in ganz entgegengesetztem Sinne zur Geltung. Bastardirung gelingt um so leichter, je lebensfähiger die Spermatozoen sind und je mehr die Eier eine Schwächung erfahren haben. Die Schwächung wiederum muss um so bedeutender sein, je weniger günstig die Bedingungen für die Bastardirung im Allgemeinen sind. Der Widerstand gegen Bastardbefruchtung geht offenbar vom Ei aus, das lehren unsere Untersuchungen auf das Unzweideutigste. Bei den Spermatozoen ist dagegen die Tendenz zur Befruchtung stets vorhanden, sie ist möglicherweise geringer bei Eiern einer fremden Art, als bei Eiern derselben Art; man kann dies, wenn auch nicht aus unseren eigenen Erfahrungen, so doch vielleicht aus den von Born angestellten Experimenten entnehmen.

Zum Schluss weisen wir noch auf eine Analogie hin, welche zwischen der Bastardbefruchtung und der Polyspermie besteht.

Einer von uns hat früher den Satz aufgestellt, dass das Eindringen vieler Spermatozoen durch Lebenseigenschaften der Eizelle verhindert wird. Eine Reihe von Untersuchungen, welche wir in einem nächsten Heft mittheilen

werden, haben für diese Ansicht weitere Beweise beigebracht. Wir können jetzt den Satz erweitern und sagen, dass in der Eizelle regulatorische Kräfte vorhanden sind, welche den normalen Verlauf der Befruchtung garantiren und Polyspermie und Bastardbefruchtung zu verhindern streben. Diese regulatorischen Kräfte können mehr oder minder ausser Thätigkeit gesetzt werden, wenn die Lebensenergie der Eizelle eine Verminderung erfährt. Welcher Art diese Kräfte sind, und ob sie im Protoplasma oder dem Kern ihren Sitz haben, muss noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Untersuchungen

zur

Morphologie und Physiologie der Zelle

von

Dr. Oscar Hertwig,
o. Professor der Anatomie an der Universität
Jena

und

Dr. Richard Hertwig,
o. Professor der Zoologie an der Universität
München.

Heft 4.

Experimentelle Untersuchungen

über

die Bedingungen

der

Bastardbefruchtung.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1885.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.





